

А К А Д Е М И Я   Н А У К   С С С Р

---

# БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ СССР

ТОМ XXIX

1

---

ИЗДАТЕЛЬСТВО АКАДЕМИИ НАУК СССР

МОСКВА

1944

ЛЕНИНГРАД

# СОДЕРЖАНИЕ

|                                                                                                                                  | Стр. |
|----------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|------|
| А. И. Голышев. Об условиях существования протичной флоры Арктики . . .                                                           | 3    |
| А. И. Шейнштейн и А. Ф. Иосиф. К биологии пустынных растений эфе-<br>меров . . .                                                 | 18   |
| Д. Н. Бакетовский. К характеристике гетерогонной формы <i>Robbia</i><br><i>Pseudanisa</i> L. var. <i>monophylla</i> Kirsch . . . | 29   |
| З. Р. Водяницкая. Материал по биологии цветения и эмбриологии зер-<br>новидия <i>Hatoxylum canadense</i> Bge . . .               | 35   |

## Journal Botanique de l'URSS. Tome 29 (1944) № 1

# SOMMAIRE

|                                                                                                                                                   | Page |
|---------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|------|
| A. I. Golyshev. Sur les conditions d'existence des flores arctiques tertiaires . . .                                                              | 3    |
| A. I. Scheinsteyn et A. F. Iosif. Contributions à la connaissance de la<br>biologie des graminées éphémères du désert . . .                       | 23   |
| D. N. Baketovskiy. A contribution to the character of the heterogonous form<br>of <i>Robbia Pseudanisa</i> L. var. <i>monophylla</i> Kirsch . . . | 33   |
| Z. R. Vodyanitskaya. Contributions to the biology of flowering and embri-<br>ology of <i>Hatoxylum canadense</i> Bge . . .                        | 45   |

ОТВ. РЕДАКТОР АКАДЕМИК В. Л. КОМАРОВ  
ЗАМ. ОТВ. РЕДАКТОРА С. Ю. ЛИПШИЦ  
ОТВ. СЕКРЕТАРЬ РЕДАКЦИИ Е. И. ШТЕЙНБЕРГ

TOM XXIX

**Present**

А. И. ТОЛМАЧЕВ

## Об условиях существования третичных флор Арктики

A. I. TOLMAČEV

Sur les conditions d'existence des flores arctiques tertiaires

(Получено 30.VI 1941)

Третичные флоры Арктики, обильные и прекрасно сохранившиеся остатки которых стали известны, начиная с середины прошлого столетия, неизменно привлекали к себе внимание ботаников, геологов и палеоклиматологов, как интереснейшие документы, проливающие свет на условия жизни на Земле в отдаленные геологические эпохи. И если прекрасная сохранность растительных остатков, обнаруживавшихся в третичных отложениях Гренландии, Шпицбергена, Новосибирских островов и других арктических районов, как и обилие их, весьма облегчали их ботаническое изучение, способствуя точности определений и полноте морфологической характеристики подвергавшихся описанию форм, то само существование этих флор — флор, образованных такими компонентами, — в тех местах, где мы находим сохраненные в слоях земной коры их остатки, неизменно являлось источником недоумения исследователей, их изучавших.

И действительно, нам трудно приписать представление о богатой и разнообразной, особенно теплолюбивой древесной растительности (остатки слагающих ее формы мы находим в третичных отложениях) с нашими современными представлениями об Арктике, как области холода, льда, скудной и однообразной растительности. Между тем существование богатой растительности именно там, где погребены ее остатки, существование ее как целостного комплекса, очевидно соответствовавшего условиям, в которых он складывался и процветал, является фактом совершенно бесспорным, столь же бесспорным, как невозможность существования сколько-нибудь подобной растительности в условиях современной Арктики. Поэтому создание гипотез, объясняющих возможность существования в третичное время на Шпицбергене, Земле Гринвеля и пр. теплолюбивой растительности, а следовательно и изменение климатических условий, происшедшее в Арктике с того времени до наших дней, являлось для авторов, изучавших остатки третичных флор Арктики, логической необходимостью.

И мы, действительно, видим, что начиная с классических работ Геера (О. Геер, 1868—1869, 1870, 1874, 1876, 1880) и до наших дней изучение третичных флор Арктики никогда не ограничивалось разрешением специально палеоботанических задач — идентификацией и синхронизацией растительных остатков и описанием вымерших форм растений, — но неизбежно влекло за собою постановку и те или иные попытки разрешения палеоклиматологических вопросов. Более того, вопрос об условиях существования третичных флор Арктики нередко выдвигался на первый план по сравнению с изучением самих растительных остатков, ввиду очевидного его значения не только для познания обстановки, в которой развивались соответствующие флоры, но и для выработки общего представления о прошлых климатах Земли, масштабах и характере их изменений.

Соображения, высказывавшиеся в отношении условий, господствовавших в Арктике в эпоху существования третичных флор Гренландии, Шпицбергена и других районов, носили обычно довольно общий характер. Так, Геер (1870), говоря о флоре района Айс-фиорда на Шпицбергене, высказывал предположение, что в эпоху ее существования там должен был господствовать климат, характеризовавшийся средней годовой температурой +5,5—6°C. Для острова Диско в Гренландии он же (1869) прикладывает температуру +9° или выше как вероятную среднегодовую величину. Попыток более детально восстановить существо тех условий, при которых произрастали соответствующие флоры, при этом, к сожалению, не делается. Не делают их и авторы, высказывавшие неудовлетворенность теми предположениями, которые формулировал Геер. И, в целом, мы вынуждены констатировать, что несмотря на исключительный интерес, проявлявшийся исследователями к третичным флорам Арктики, как к палеоклиматологическим документам, использование их как основы для воссоздания картины климата, им соответствовавшего, ограничивалось лишь самыми

<sup>1</sup> Возраст этих флор должен, по видимому, определяться как эоценовый, может быть — олигоценный. Во всяком случае синхронизация третичных флор Арктики с многопоявными флорами Средней Европы, практиковавшаяся при первых их описаниях, с большими основаниями рассматривается большинством современных палеоботаников как неточная, преуменьшающая действительный возраст классических третичных флор Арктики.

своими пределами. Повидимому основное бесспорное положение — необходимость глубокого отдачи климата, при котором существовали эти флоры, от современного климата Арктики — несколько отвлекало внимание от выяснения существа и реальных масштабов этих отклонений, подталкивая сразу на поиски общего объяснения того, как указанное противоречие между условиями определенных стран в прошлом и настоящем могло иметь место.

Решение этого вопроса уже давно намечалось по двум возможным, в значительной степени взаимно исключаящим, путям. Одно объяснение исходит из допущения такого общеземного изменения климата, при котором на широтах 70—80° должны были господствовать условия, отвечающие экологическим требованиям растений, слагающих третичные флоры Арктики. В современном умеренном поясе должны были, в таком случае, либо господствовать условия, соответствовавшие климатам более низкоширотных зон нашего времени, либо же те зональные изменения климата и растительности, которые мы наблюдаем на севере земного шара теперь, не были выражены в такой степени или даже почти отсутствовали (Neef).

В своей крайней форме это объяснение заведомо не выдерживает критики, поскольку синхронизация третичных флор Гренландии и Шпицбергена с миоценовыми флорами Средней Европы оказалась ошибочной. Напротив, эоценовые флоры Европы, с которыми, очевидно, следует сопоставлять их, слагаются из значительно более теплолюбивых элементов, так что, предполагая весьма значительное изменение климата Арктики со времени существования ее третичных флор, мы имеем все основания допустить, что изменения соответствующего масштаба (в сторону похолодания климата) произошли с того же времени и в умеренных широтах Европы.

Однако на востоке Азии мы сталкиваемся с иным положением. Здесь все говорит об относительно малой зональной дифференцированности нижнетретичных флор, а главное — вероятно лишь умеренном изменении условий существования растительности, происшедшем с эоцена до наших дней в районах, расположенных у 50-й параллели и к югу от нее. Таким образом, допуская существование относительно теплолюбивой флоры под 75° с. ш. (о. Новая Сибирь), мы не проследиваем здесь (на востоке Азии) таких зональных изменений растительности в более умеренных широтах (на 25° и более к югу от Новосибирских островов), которые соответствовали бы картине, констатированной для эоцена Европы, и отвечали бы априорному представлению о типе растительности зоны 40—50°, соответствующему наличию флор арктического типа под 70—80-й параллелями.

Другое объяснение отвергает или ограничивает общеземные изменения климата и исходит из допущения, что первоначальной происшедших изменений растительности было перемещение полюсов, вызывавшее соответствующее смещение климатических поясов и растительных зон. Изменение растительности Арктики представляется в таком случае функцией изменившегося расположения соответствующих частей суши по отношению к полюсу. Третичная растительность их трактуется как относительно низкоширотная, вопрос же о растительности высоких широт (70—80°) соответствующего времени либо оставляется открытым, либо разрешается предположительно в том смысле, что она могла быть в той или иной степени близка к современным типам растительности высоких широт.

Взгляд на несомненности представления о третичных флорах гренландско-шпицбергенского типа с высокими широтами, под которыми мы находим их остатки, был одной из первоначальных причин выдвижения гипотезы перемещения полюсов именно палеонтологами (Неймайр — Neumayr, 1888; Натгорст — Nathorst, 1888). В дальнейшем соответствующие мысли приняли форму целостной палеоклиматологической концепции, развитой в трудах Кеппена и Вегенера (ср. Коерпен и Wegener, 1924). И то сочувственное отношение, которое встречает их теория в кругах палеоботаников, в немалой степени связано именно с тем, что она, по их мнению, освобождает от необходимости допущения, что богатая и разнообразная растительность третичной Арктики развивалась под широтами, с которыми у нас связано представление о господстве холода (а в течение значительной части года — и тенистости) и подавленности растительной жизни. В то же время гипотеза перемещения полюсов позволяет наметить такой характер изменения широтного положения отдельных частей суши в северном полушарии, при котором эти изменения в Европе должны были быть весьма резкими, умеренные же части восточной Азии изменяли не столь свое широтное положение, сколь ориентировку по отношению к странам света, сообразно с чем зональные изменения растительности могли быть здесь незначительными.

Однако, освобождая от разрешения некоторых трудных вопросов, теория, ставящая во главу угла не общеземные изменения климата, а вызываемое перемещением полюсов смещение климатических поясов, порождает, в свою очередь, некоторые трудноразрешимые противоречия<sup>1</sup>. Это, прежде всего, неизбежное допущение приуроченности единообраз-

<sup>1</sup> Следует отметить, что Натгорст, выдвигая для объяснения характера третичных флор Гренландии и Шпицбергена гипотезу перемещения полюсов, допускал одновременно и значительное общеземное изменение климата, считая нижнелесную третичную флору, остатки которой были собраны Чекановским, высокоширотной.

<sup>2</sup> Я сознательно воздерживаюсь от критики теории Кеппена — Вегенера и примыкающих к ней гипотез с геофизической точки зрения, не считая соответствующие вопросы проблемами своей компетенции. Говоря об определенных — положительных и отрицательных — сторонах той или иной палеогеографической концепции, я имею в виду исключительно то, в какой степени соответствующие теоретические построения способствуют (или препятствуют) разрешению выдвигаемых палеоботаникой вопросов об условиях существования растительного мира Земли в геологическом прошлом.

ных по своему облику третичных флор Арктики к весьма различным широтам. Так, если допустить вместе с Натгорстом, что в интересующую нас эпоху северный полюс располагался у арктического побережья Чукотской земли, то местонахождения третичных флор Гренландии, Шпицбергена, Земли Гринвиля представляются расположенными под 55—63° с. ш. Но это же влечет за собою признание, что Земля Банкса лежала почти на своей современной широте, а о. Новая Сибирь — почти на десять градусов севернее, чем теперь, в то время как и там обнаружены остатки флоры типа, весьма сходного с гренландскими и шпицбергенскими<sup>1</sup>. Не разрешая затруднений и схема Кеплея — Вегенера, так как, перемещая полюс еще дальше — в северную часть Тихого океана, она хотя и не требует допущения, что Новосибирские острова располагались в столь высоких широтах, но, перемещая Шпицберген под 40-ю параллель и оставляя для Новосибирских островов место к северу от 60-й, она предполагает весьма резкое различие широтного положения стран, обладавших флорами. очевидно, единого зонального типа (даже при узкой трактовке этого понятия). И если нам трудно было следовать за Герцом, допуская синхронность лишь относительно близких миоценовых флор Средней Европы, третичных флор Гренландии и невыраженных зональных изменений растительности между 50-й и 70-й параллелями, то еще большие трудности возникают для гипотезы, требующей, практически говоря, признания полного отсутствия зональных изменений растительности на таком же протяжении и существования флор весьма близких друг к другу с одной стороны — под 40-й параллелью, с другой — к северу от 60-й<sup>2</sup>.

Как видим, оба указанных пути объяснения связаны со значительными трудностями, в смысле согласования предлагаемых схем со всей совокупностью имеющихся фактических данных. Кроме того, схемы эти не опираются на более конкретные палеоклиматические реконструкции и, в сущности, лишь намечают общие причины происшедших с эпоха (?) климатических (и ботанических) изменений, не устанавливая более точно существа последних.

Заманчивым путем для приближенного воссоздания прежних климатических условий Арктики является сопоставление ее третичных флор с современными, обнаруживающими то или иное сходство с ними<sup>3</sup>. Такие сопоставления и делались неоднократно, причем — по признакам флористического сходства — третичная растительность Арктики чаще всего сопоставлялась с современной растительностью восточных Штатов Северной Америки и Японо-Китайской подобласти Палеарктики.

Заслуживают внимания, мне думается, как объекты для сопоставления с третичной Арктикой, и такие районы, как тихоокеанское побережье Северной Америки между 45-й и 60-й параллелями, а также — несмотря на понятное вследствие расположения в южном полушарии флористическое несоходство — область Магелланова пролива и южная часть Чилийского побережья.

Значение подобных аналогий не должно, однако, переоцениваться. В лучшем случае они показывают нам, какого характера условия могли иметь место в древних областях с подобными по своей экологической физиономии флорами. Но сопоставление третичных флор Арктики с современными может пролить некоторый свет на условия существования первых, пожалуй именно в связи с ограниченностью возможности судить об этих условиях по условиям существования современных флор. При более внимательном сравнении, мы убеждаемся, прежде всего, что самое сходство арктикотретичных флор с какими бы то ни было современными не особенно глубоко<sup>4</sup>. Классическое сочетание голосеменных типа

<sup>1</sup> На это противоречие в свое время весьма верно указал Толль (1890, 1899).

<sup>2</sup> Едва ли большую пользу может принести и иногда высказываемое предположение о несинхронности арктикотретичных флор отдельных районов Арктики, поскольку самый характер этих флор вовсе не поуждает нас к такому допущению. Оно делается, собственно, лишь как попытка найти выход из противоречий между палеоботаническими фактами и готовой палеоклиматической схемой, применение которой без подобного дополнительного допущения порождает указанные выше трудности.

<sup>3</sup> Оговорим при этом, что речь может идти, конечно, только о сопоставлении флор, т. е. определенных сочетаний, растительных форм, приуроченных к той или иной области. Попытаться воссоздать условия существования третичных флор Арктики, опираясь на представления об экологии отдельных видов, входивших в их состав, практически бессмысленно. Даже в тех случаях, когда мы имеем дело с видом, существующим и в настоящее время, — напр. *Taxodium distichum* — мы должны быть очень осторожны в наших суждениях, ибо условия сохранения вида как реликта, уцелевшего от эпохи с другими условиями, могут быть полнее весьма далеки от тех, которые соответствуют его экологическому оптимуму. В отношении видов, начело вымерших, — а таких подавляющее большинство, — это еще труднее. К тому же некоторые эдификаторы арктикотретичных флор, напр. *Sequoia Langsdorffii*, обладали во времена их процветания весьма широким распространением, что свидетельствует о вообще широкой амплитуде приспособляемости их к различным климатическим условиям и умаляет их значимость как климатических эдификаторов. Наконец те из эдификаторов интересующих нас флор, которые обладали более локализованным распространением (таковы многие виды широколиственных деревьев), как раз довольно резко отличаются от ближайших современных видов, так что судить о, природе их по аналогии с последними наиболее трудно. Факт этот, как увидим ниже, имеет, однако, определенное значение для разрешения стоящих перед нами вопросов.

<sup>4</sup> Списки растений третичных флор Арктики см. в цитированных работах Герца, ср. также: Nathorst, 1910; Schmalhanzen, 1899.

*Taxodium distichum* — *Sequoia Langsdorffii*<sup>1</sup> с листопадными породами, главным образом различных семейств сережковых, многие формы которых выделялись крупными размерами своей листвы (важный с экологической точки зрения признак), в качестве эдификаторов флоры, не повторяется ни в одной из современных флор «третичного» типа, и это подсказывает нам, что условия их существования, если и воспроизводит в известной мере условия, имевшие место в третичной Арктике, во всяком случае не являются особенно сходными с ними. Другое важное обстоятельство — относительно резко выраженная локализованность растительности того типа, которую вообще можно сопоставлять с таковой третичной Арктики, в современную эпоху. Действительно, и на востоке Азии и на востоке Северной Америки смешанные и широколиственные леса «третичного» типа занимают пространства довольно ограниченные по сравнению с размерами соответствующих материков, и не выходят за пределы областей с отчетливо выраженным муссонным режимом. Еще уже ограничены обладающие типичным циклоническим режимом районы западного побережья как Северной, так и Южной Америки, особенности климата которых стоят в прямой зависимости от местных сочетаний режима ветров и рельефа страны. Но главное, что должно быть отмечено в отношении всех соответствующих областей (независимо от того, что некоторые основные черты климата притихоокеанских районов обеих Америк противоположны таковым востока Северной Америки и востока Азии), это — определяющая роль элементов, но имеющих в основном зонального характера: мы имеем дело не с определенными зональными типами климата и растительности, но с такими локальными видоизменениями последних, в которых роль местных соотношений между морем и сушей в значительной мере затмевает таковую общеземных факторов. Подобные условия, в той конкретной форме, в которой мы их наблюдаем, могут быть условиями лишь меньшей части поверхности соответствующих общеземных климатических (и растительных) зон.

Напротив, все то, что мы знаем о флорах третичного времени, свидетельствует, что флоры, за которыми укоренилось обозначение «арктиотретичных» (или флоры тургайского типа, в смысле Кристофовича — 1930, 1933), пользовались исключительно широким распространением и соответствующие типы растительности занимали пространственно преобладающее положение на севере и северо-востоке Евразии и на севере Америки. И если может быть спор о том, как были ориентированы растительные зоны в разные эпохи третичного периода (в смысле согласия или несогласия этой ориентировки с современным направлением зональных границ), то положение, что в лице «тургайских» флор мы имеем дело с зональным типом флор соответствующего времени, должно быть принято как бесспорное. Условия, благоприятствовавшие развитию растительности, образованной компонентами этих флор, должны были быть, следовательно, зональными и условиями на определенной, весьма обширной части земной поверхности, и самый тип растительности был, очевидно, типом зональным, значение которого в сложении растительного покрова Земли тех времен было не меньшим (повидимому, даже значительно большим), чем значение тайги в современную эпоху.

Это положение, так легко выводимое из широко известных фитопалеонтологических данных, не привлекало к себе должного внимания исследователей. А между тем оно имеет глубочайшее палеоэкологическое значение. Ибо никакая гипотеза, трактующая о перемещении растительных зон (и обуславливающих их климатических поясов), не в состоянии объяснить, каким образом могли сложиться условия, при которых обширнейшие пространства земной поверхности входили в состав зоны, в современных условиях вообще несуществующей. Между тем существование зоны смешанных, хвойно-широколиственных лесов на севере земного шара, по меньшей мере с эоцена до плиоцена, является, в сущности, столь же очевидным, как тот факт, что современные аналоги соответствующего типа растительности подобной зоны не образуют.

В этой связи следует обратить внимание и на те показатели зональной дифференциации растительности, которые можно усмотреть, на основании фитопалеонтологических данных, в пределах названной выше зоны. Это относится, прежде всего, к обильности арктиотретичных флор (гренландская провинция Кристофовича), единообразию и значительная самостоятельность облика которых подсказывает мысль, что мы имеем в лице слагающейся их компонентами растительности частный зональный тип растительности зоны смешанных хвойно-широколиственных лесов третичного времени. При этом, как мы уже отмечали, некоторые своеобразные черты арктиотретичных флор (например, подчеркнутая крупнолиственность многих листопадных древесных пород), выделяя их в ряду флор им современных, в еще большей степени оттеняет неполноту их сходства с какими бы то ни было современными флорами «третичного» типа.

Все это, вместе взятое, подсказывает, что своеобразные, неповторимые в ряде своих черт, третичные флоры Арктики существовали при условиях, принципиально отличных не только от современных условий Арктики, но и вообще от условий современной эпохи. И задачей исследователя является, таким образом, не отыскание таких современных областей, в которых климатические условия, господствовавшие в Арктике в третичное время, повторялись бы, а выяснение — почему в настоящее время таких условий нигде на Земле не существует.

Каковы же могли быть эти условия, и какого характера и масштаба изменения их должны были произойти в Арктике для того, чтобы эти условия сменились современными?

<sup>1</sup> Речь идет именно об определенном типе (в экологобиологическом смысле), а не о видовом составе эдификаторов флор, изменение которого в слишком большой степени является функцией времени и, в нашем случае, не могло не быть весьма значительным.

Оговоримся, что мы заранее отвергаем попытки сразу характеризовать климаты третичной Арктики какими-либо средними цифрами, поскольку сходные среднегодовые показатели могут получаться как результат сочетания весьма различных конкретных величин, которые, в большинстве случаев, и играют основную роль в определении характера растительности<sup>1</sup>.

Блаженным приемлемым путем является наметение в первую очередь тех реальных элементов климата, влиянию которых подвергалась определенного типа растительность, а затем уже — выведение тех возможных среднегодовых показателей, которые должны были ими обуславливаться.

Палеоботанические данные не оставляют сомнений в том, что третичные флоры Арктики существовали в условиях умеренного климата, благоприятствовавшего развитию весьма богатой древесной растительности, слагавшейся из разнообразных листопадных широколиственных пород и ряда хвойных, в основном не отличавшихся большой холодоустойчивостью. Климат этот должен был характеризоваться достаточно продолжительными и устойчивыми летом. Период со средними температурами не ниже  $+5^{\circ}$  должен был быть не короче 5 месяцев, причем не менее длительным был, очевидно, и безморозный период. В то же время нам нет необходимости предполагать, что температуры самых теплых месяцев были особенно высоки. Допустить, что они достигали уровня  $+15^{\circ}$ — $+20^{\circ}$  вполне достаточно. Напротив, мы можем утверждать, что даже значительно более высокие температуры середины лета не смогли бы обеспечить развитие той же растительности при меньшей длительности теплого (с температурами выше  $+5^{\circ}$  в среднем) времени года, а главное — меньшей его устойчивости как периода безморозного.

Что касается зимних температур, то они безусловно должны были быть лишь умеренно низки. Средние температуры самых холодных месяцев едва ли были ниже  $-5^{\circ}$ , а для более южных вариантов арктических флор (Гренландия, Исландия) вероятно были и того умереннее. Главное же, очевидно, — зимы были лишены периодов особенно сильного понижения температур, которые должны бы были отражаться на многих растениях, входящих в состав этих флор, особенно губительно.

Отсутствие резких скачков температур как в течение суток, так и при переходах от холодного времени года к тепловому и обратно, — обстоятельство весьма вероятное для пространств, прямо-косое расположение которых едва ли может вызывать сомнение, — могло быть дополнительным фактором, благоприятствовавшим процветанию растительности третичной Арктики.

При этих условиях, средние годовые температуры большей части районов распространения третичных арктических флор могли держаться на уровне от  $+5^{\circ}$  до  $+8^{\circ}$ , повышаясь несколько в Гренландии и Исландии, однако едва ли достигая  $+10^{\circ}$  и более<sup>2</sup>.

Богатство древесной растительности третичной Арктики может считаться очевидным признаком относительного обилия осадков, причем более вероятно, что распределение их по сезонам было относительно равномерным. Во всяком случае, достаточно обильным летним осадкам должны были противопоставляться и не слишком скудные зимние, причем выпадение значительной части их в форме снега не только не противоречит природе компонентов арктических флор, но могло даже благоприятствовать защите более чутких из них (в частности — молодых особей) от вредного влияния хотя бы и умеренных, но, очевидно, все же господствовавших в течение некоторой части года отрицательных температур. Годовую сумму осадков можно вероятно определить цифрами порядка 800—1000 мм

<sup>1</sup> Положение это легко иллюстрировать несколькими примерами. Так, Институт на юго-западе Гренландии ( $61^{\circ}12'$  с. ш.), Вардэ на северо-востоке Норвегии ( $70^{\circ}22'$ ) — с их субарктической тундровой растительностью, Архангельск ( $64^{\circ}34'$ ), расположенный среди хвойных лесов и болот северо-таежной подзоны, Барнаул ( $52^{\circ}23'$ ) — среди сибирской лесостепи и Хабаровск ( $48^{\circ}30'$ ) — в области смешанных лесов Приамурья, обладают почти одинаковыми среднегодовыми температурами, близкими к  $0^{\circ}$ . Среднегодовые температуры порядка  $-4$ — $3^{\circ}$  будут одинаково характерны для юга Исландии и для южных частей советского Приморья (напр. Владивосток), столь несходных в отношении их ландшафта и широтного положения. И даже если бы мы попытались сравнивать лишь точки, обладающие не только сходными среднегодовыми температурами, но и годовыми суммами осадков, это не особенно было бы нас от обилия друг с другом районов, климаты которых по существу глубоко различны. Например, такие пункты, как Генуя и Шанхай, обладают почти совпадающими среднегодовыми температурами и годовыми суммами осадков ( $+15.9^{\circ}$  и 1309 мм для первой,  $+15.2^{\circ}$  и 1169 мм — для второй). Однако в первом случае мы имеем дело с умеренно жарким, но сухим летом, при весьма мягкой, богатой осадками зиме, обеспечивающей возможность зимовки субтропических вечнозеленых деревьев. Во втором случае весьма жаркому и богатому осадками лету, столь характерному для областей муссонного климата, противопоставит зима сухая и довольно холодная, а главное, не лишенная резких понижений температур, падающей временами до  $-20^{\circ}$  и ниже. Сообщения о тех бедствиях, которые испытывает бедная шанхайская беднота вследствие почных морозов, каждую зиму достаточно ярко напоминают об этом. И ясно, что растительность среднего Китая не может носить субтропических черт, характерных для Итальянской Ривьеры, хотя Шанхай, как и вся долина Янцзи, и расположен на целый десяток градусов южнее ее, а летнее тепло, необходимое для процветания субтропических (и даже тропических) растений, имеется здесь в избытке.

<sup>2</sup> Нельзя не отметить большого сходства цифр, получаемых нами, с величинами, напечатанными в классических работах Гёера.

причем отклонения в сторону превышения этих цифр могли не играть большой роли в смысле изменения облика растительности.

Сопоставляя эти выводы с известными данными о современных климатах Земли, мы видим, что более или менее полных аналогов их в настоящее время не существует. И в еще большей степени мы можем подчеркнуть, что ни один из известных современных зональных типов климата подобными особенностями и подавно не обладает.

Что касается до масштаба тех изменений, которые должны были произойти со времени существования третичных флор Арктики в отдельных районах нашей области, то повышение летних температур на  $12^{\circ}$ — $15^{\circ}$  по сравнению с современными представляется для любого из этих районов достаточным и, вместе с тем, не избыточным. Повышение зимних температур в тех же пределах достаточно для Гренландии и Шпицбергена<sup>1</sup>. В Исландии оно должно было быть очевидно значительно меньше. Для Земли Гриннея и Новосибирских островов, напротив, приходится допустить потепление зим (по сравнению с современными) много более значительное — для самого холодного времени как минимум на  $25^{\circ}$ , а может быть и больше.

Сообразно с этим, и среднегодовые температуры должны были измениться в разных частях Арктики не одинаково. Для Шпицбергена или Диска (Гренландия) вероятно их повышение примерно на  $12^{\circ}$ , на Новосибирских же островах и Земле Гриннея оно должно было составить до  $25^{\circ}$ .

Таким образом, общее изменение температурного режима Арктики, происшедшее с эпохи до наших дней, должно было быть весьма значительным. Но при этом изменение это не было равномерным, будучи более резким в восточных частях евразийской, средних и западных частях американской Арктики, т. е. в районах, характеризующихся в настоящее время наибольшей выраженностью континентальных черт климата. Следовательно, кроме общего потепления нашей области в целом, тогда должно было иметь место значительное выравнивание<sup>2</sup> противоположностей между климатами океанического и континентального типа, характерными для отдельных его районов<sup>3</sup>.

Таким образом, если мы склонны видеть в третичной растительности Арктики один из зональных вариантов смешанных (хвойно-широколиственных) лесов раннетретичного времени, то и на климаты районов развития этой растительности очевидно можно смотреть как на климаты единого зонального типа. При этом единоеобразие климатов третичной Арктики должно было быть значительно большим по сравнению с Арктикой современной, за счет смягчения противоположностей, существующих в настоящее время между климатами отдельных секторов Арктики<sup>4</sup>.

Но все это, конечно, легче понять исходя из допущения, что изменения климатов, происшедшие с эпохи до наших дней, были обусловлены (в основном) какими-либо общеземными причинами, нежели предполагая, что большее единоеобразие климатов отдельных районов Арктики, по сравнению с имеющим место в настоящее время, было вызвано таким смещением соответствующих частей суши в умеренные широты, при котором они неизбежно должны бы были занять резко разноширотное положение.

Попытка непосредственной реконструкции климатических условий третичной Арктики приводит нас, таким образом, к выводу, в принципе совпадающему с тем, к которому мы пришли раньше, на основе сопоставления третичных флор крайнего Севера с их современными аналогами.

Какова же природа и каковы вероятные причины тех общеклиматических изменений, наличие которых нам представляется необходимым допустить как условие для понимания природы третичных флор Арктики?

Возможно ли, в частности, допустить, что зональные изменения климатов на севере земного шара были в раннетретичное время выражены столь слабо, что существование умеренного климата в высоких ( $70^{\circ}$ — $80^{\circ}$ ) широтах могло совмещаться с господством умеренного же температурного режима в пределах современного умеренного пояса.

Мы видели уже, что палеоботанические предпосылки допущения такого положения применительно к миоцену оказались несостоятельными, и более разностороннее знакомство

<sup>1</sup> Возможность необходимого увеличения сумм осадков при указанных изменениях температурного режима не вызывает сомнений, почему на нем мы и не останавливаемся.

<sup>2</sup> Говоря о «потеплении», «выравнивании противоположностей» и т. п. по сравнению с современными условиями, мы выражаем нашу мысль лишь образно. Ибо, рассматривая явления в их действительной исторической последовательности, мы должны были бы говорить о похолодании, о заострении противоположностей между отдельными типами климатов, происшедшем с эпохи до наших дней.

<sup>3</sup> То, что эти значительные различия не нарушают большого единоеобразия зональных типов растительности современной Арктики, вполне естественно, поскольку они проявляются прежде всего в различии зимних температур, не имеющих решающего значения для развития тех жизненных форм растений, с которыми мы в ней встречаемся. Напротив, древесные породы третичной Арктики должны были реагировать на зимние условия весьма чутко, и допустить наличие особенно резкой незональной дифференцировки зимних температур в третичной Арктике мы, очевидно, не можем. Ибо одинаково маловероятно, чтобы на Новосибирских островах средние температуры самых холодных месяцев достигали  $-20^{\circ}$ , как и то, что на Шпицбергене положительные температуры господствовали в течение всей зимы. И то и другое допущение явно не сходится с тем, что мы знаем о третичной растительности обоих районов.

с остатками третичных флор всех северных материков указывает, что зональность и распределение растительности и в третичное время была на севере земного шара в общем хорошо выражена. Вместе с тем нельзя не напомнить, что мнение об относительной молодости зональной дифференцировки растительности в климатах Земли опирается в значительной мере на теоретические представления. В основе его лежало предположение о неизбежности постепенного изменения климата Земли в сторону похолодания, вследствие общего постепенного остывания земного шара. В таком случае роль внутреннего тепла Земли в определении климатических условий на ее поверхности становилась бы все меньше и, подобно с этим, имело бы место не только общее изменение климатов в сторону похолодания, но и постепенное увеличение жесткости зональной дифференцировки климатов, соответственно усиливая определяющей их сущность роли тепла, получаемого поверхностью Земли от Солнца.

Но в настоящее время мы знаем, что роль внутреннего тепла Земли в определении температур, господствующих на ее поверхности, по сравнению с количеством тепла, получаемого от Солнца, совершенно ничтожна. Настолько ничтожна, что практически мы можем, при рассуждениях на климатологические темы, просто не принимать во внимание первую величину. В то же время данные исторической геологии (например признаки оледенения, имевшие место на Земле в палеозойской эре) показывают, что общего, единообразно идущего процесса охлаждения земной атмосферы в пределах поддающегося изучению геологического прошлого нельзя констатировать и что даже в очень отдаленном прошлом отдельные области Земли обладали уже климатами, достаточно холодными (в вполне современном смысле.) Поэтому едва ли есть основания для предположения, что на протяжении третичного периода изменения температурных условий, связанные с потерей Земле ее внутреннего тепла, могли быть настолько значительны, чтобы оправдать учет их при палеоклиматологических реконструкциях. Тем более лишается смысла любая попытка усматривать во внутреннем тепле Земли мощный климатический фактор, уравновешивающий зональную дифференцировку климатов, обусловленную космическими причинами.

При подавляющей роли солнечного тепла в определении температурного режима поверхности Земли, представляется совершенно очевидным, что и а л и н е-солнечной зональности климатов, как следствия неравенства количеств тепла, получаемого ею в разных широтах, должно представлять нечто устойчивое, присущее всем эпохам. Но это вовсе не значит, что и конкретное выражение этой зональности должно было быть в различные эпохи и периоды одинаковым. Напротив, оно должно было подвергаться на протяжении истории Земли более или менее значительным изменениям, как вследствие космических (изменения интенсивности солнечной радиации), так и земных (изменения химического состава и физических свойств атмосферы, соотношений между морем и сушей и т. п.) причин.

Однако не все элементы климатов могли подвергаться изменениям в одинаковой мере, и, в частности, некоторые соотношения между климатами различных зон, как и определенные закономерности местных видоизменений климатов в каждой из них, должны были отличаться относительным постоянством.

Бесспорно наиболее постоянными чертами, определяющими существо климатов Земли, являются, во-первых, общее понижение температур от экватора к полюсам и, во-вторых, общие законы циркуляции атмосферы, порождаемые неравенством температур экваториальных и полярных областей; наклоном эклиптики; вращением Земли с запада на восток. И как бы ни были велики изменения земных и космических факторов, непосредственно определяющих природу климатов Земли, те их черты, которые обусловлены постоянным действием указанных основных законов, всегда должны были проявляться в них, хотя бы и меняя формы своего проявления.

Следствием этих законов является, прежде всего, наличие:

- 1) экваториального пояса, характеризующегося устойчивыми высокими температурами, слабой дифференцированностью времен года, относительным обилием осадков (выпадение осадков, благодаря приносу паров пассатами, перевешивает местное испарение);
- 2) притропических ардных зон, являющихся противоположным отражением пассатного режима (унос испарений пассатами в сторону экватора; вследствие этого резкий дефицит осадков по сравнению с интенсивным испарением);
- 3) более или менее отчетливо выраженных противоположностей между теплыми и холодными временами года во ветроприлических зонах;
- 4) увеличения количества осадков за внешними (по отношению к экватору) пределами пассатных зон (т. е., практически, начиная с некоторого расстояния за тропиками) вследствие снятия основной причины, порождающей дефицит их в притропических зонах;
- 5) высокоширотных циклонических зон, характеризующихся, в общем, значительной ветренностью, относительным обилием осадков, преобладанием переноса масс воздуха с запада на восток над таковым в противоположном направлении;
- 6) полярных областей, характеризующихся резкими противоположностями между временами года не только по признаку температуры, но и по световому режиму (теплый сезон является одновременно и светлым, холодный одновременно — темным), при одновременном сглаживании (до полного снятия) противоположностей между днем и ночью как частями суток.

<sup>1</sup> Как здесь, так и во всех других случаях, говоря о температурах высоких или низких, обильных или скудных осадках и т. п., мы имеем в виду не те или иные абсолютные величины, их характеризующие, а относительную высоту их по сравнению с соответствующими величинами, наблюдаемыми в других областях.

Все эти закономерности являются, так сказать, обязательными — действствующими, проявляясь во все периоды и эпохи, поскольку факторы, их обуславливающие, действуют постоянно и независимо от тех частных изменений, которые происходят как на Земле, так и во Вселенной в различные периоды.

Реальное проявление этих закономерностей в значительной мере зависит от чисто земных факторов, часть которых, в свою очередь, отличается относительным постоянством. Таковы: наличие материков и океанов, а следовательно и климатических противоречий между ними, порождаемых неодинаковостью свойств поверхности воды и суши в отношении поглощения и излучения тепла, а также испарения; наличие более или менее выраженного рельефа материков, влияющего на режим ветров, осадков и другие черты климата, в частности — то благоприятствуя, то препятствуя распространению климатического влияния морей на смежную сушу.

Сообразно с этим во все периоды истории Земли должны наблюдаться различия между климатами морскими и континентальными, противоположные черты которых могут быть выражены с большей или меньшей резкостью в различных широтах; климатические противоречия между материками и океанами должны в определенных случаях (при расположении обширной суши вне экваториальной зоны собственно) разрешаться в форме муссонов; должны иметь место существенные различия между западными и восточными окраинами материков, особенно в умеренных широтах, причем различия эти будут выражены, прежде всего, в большем распространении влияния моря на западные окраины материков в циклонических зонах и в более благоприятных предпосылках для установления муссонного режима на восточных окраинах материков.

Напротив, меньшим постоянством (вследствие непостоянства соответствующих земных условий) должны отличаться все черты климатов, связанные с конкретными элементами рельефа, с частными изменениями соотношений между морем и сушей и т. п.

Судя о том, в какой степени факторы, значение которых более или менее переходящее, могли влиять на конкретные проявления климатических закономерностей более общего (в смысле их устойчивости во времени) характера, мы можем в меру того, насколько нам известна геологическая история определенных частей Земли, в частности — ход изменений соотношений между океанами и материками и изменений в рельефе последних<sup>1</sup>.

Весьма существенным, но наиболее трудно поддающимся учету климатическим фактором должен являться химический состав атмосферы, который едва ли может рассматриваться как нечто вполне постоянное. В частности, едва ли можно сомневаться в существовании вековых колебаний содержания в атмосфере углекислого газа, которые должны бы были отражаться как на ее термике (большая теплоемкость и замедленная теплоотдача при повышенном содержании  $\text{CO}_2$ , противоположные свойства — при пониженном), так и непосредственно на интенсивности жизнедеятельности растений.

С этими моментами мы безусловно должны считаться, в частности при анализе условий раннетретичного времени, поскольку чрезвычайная интенсивность углекислотного, имевшая место в течение значительной части третичного периода (ср. Степанов, 1939), не могла не сопровождаться изъятием на атмосфере колоссальных масс углерода и, следовательно, постепенным обеднением ее в отношении содержания  $\text{CO}_2$ .

За счет этого изменения безусловно могло произойти некоторое общее охлаждение атмосферы и некоторое увеличение резкости колебаний температур, вследствие увеличения потерь тепла в течение ночи, а в высоких широтах — в течение всего темного времени года. Изменения эти (масштабы конх мы лишены возможности определить даже приблизительно) должны были носить общеземной характер. Но, поскольку — вследствие большой дифференцируемости по временам года теплового баланса внетропических стран — облегчение потери тепла должно было в большей степени отразиться на колебаниях температур именно в последних, уменьшение содержания  $\text{CO}_2$  в атмосфере могло найти отражение и в некотором увеличении резкости зональной дифференцировки климатов во внетропических широтах<sup>2</sup>.

<sup>1</sup> Поэтому, например, мы с большой долей уверенности (исходя из бесспорной древности Азиатского материка как обширной суши, расположенной в общем к западу и северозападу от Тихого океана, и столь же бесспорной древности последнего как обширнейшего водного пространства земного шара) можем говорить об относительной устойчивости муссонного режима на востоке Азии, на протяжении длинного ряда периодов. Напротив, столь же очевидно, что подобный режим не мог иметь места на Тихоокеанском побережье Северной Америки, где естественно ожидать (фактически это и наблюдается в современную эпоху), с одной стороны, яркого проявления обусловленной пассатами протропической аридной зоны даже в непосредственной близости к побережью, а с другой, в более высоких широтах, — интенсивнейшего влияния океана на климат прибрежной части материка, в связи с циклоническими явлениями.

В то же время локализованность области интенсивного влияния Тихого океана на климат умеренной части С. Америки представляет, очевидно, нечто менее древнее и в принципе более переходящее, поскольку она стоит в прямой зависимости от направления и высоты горных цепей Кордильерской системы, некоторые существенные элементы которой орграфически определились лишь в недавнем геологическом прошлом и специфичны для определенного периода.

<sup>2</sup> В то же время изменения климатов, связанные с возможными колебаниями содержания  $\text{CO}_2$  в атмосфере, должны были затронуть в большей степени (вследствие неизбежного сосредоточения  $\text{CO}_2$  преимущественно в нижних слоях атмосферы) климаты неизменяемых

Однако если с возможностью такого изменения земных (атмосферных) условий и могут быть связаны некоторые общие изменения климатов (и растительности) Земли в течение третичного периода, то коренные изменения картины зонального распределения растительности, наличие которых в пределах этого времени несомненно, мы объяснить только на этой основе не можем. В частности, мы не должны упускать из виду, что наличие на севере земного шара обширной зоны умеренно-холодостойких и относительно неблагоприятных хвойно-широколиственных лесов предполагает значительное (по сравнению с современными условиями) изменение не только температур, но и количества осадков.

Поэтому основную причину происшедших с раннетретичного времени до начала четвертичного периода изменений в растительном покрове северных материков мы должны искать в таких факторах, которые могли вызвать одновременное и согласованное изменение как температурного режима, так и распределения (и количества) атмосферных осадков.

Этому требованию отвечают, повидимому, лишь всевозможные изменения интенсивности солнечной радиации, или точнее, изменения количества тепла, получаемого поверхностью Земли от Солнца.

Изменения эти, не нарушая основных принципов зональной дифференцировки климата Земли, должны сопровождаться глубоким и всесторонним изменением конкретных климатических условий во всех частях земной поверхности, обуславливая те реальные формы, в которых проявляется в каждую данную эпоху зональность климатов. Решающее значение имеет при этом неравномерность изменения отдельных элементов климата в зависимости от меняющейся интенсивности солнечной радиации<sup>1</sup>.

При увеличении интенсивности солнечной радиации приток тепла увеличивается на всей поверхности Земли. Но при этом увеличение его у экватора более значительно, чем у полюсов. Следствием этого является усиление термических противоречий между экваториальными и полярными областями и, соответственно, — усиление общей циркуляции атмосферы. В тропических широтах оно должно находить отражение в форме усиления муссонов, в высоких — усиления циклонической деятельности.

Значительная часть «избыточного» тепла, получаемого поверхностью Земли при усилении солнечной радиации, реализуется в форме усиленного испарения, интенсивного образования облаков и соответствующего увеличения общей массы осадков, выпадающих на земную поверхность. Поэтому общее повышение температур, фактически наблюдаемых на Земле, должно быть менее значительным, чем порождающее его изменение космического фактора (солнечной радиации). Напротив, испарение и количество осадков увеличатся непропорционально повышению температур. Поэтому (при прочих равных условиях) количество осадков, соответствующее определенному уровню температур, становится в эпохи усиления радиации более высоким, и они приобретают характер пиков в ледяных эпохах.

Усиленная циркуляция атмосферы благоприятствует распространению влияния океанов на климаты материков, что, с одной стороны, способствует еще большему увеличению количества осадков, выпадающих на сушу, а с другой — обуславливает некоторое выравнивание противоположностей между морскими и континентальными климатами в пределах каждой зоны.

Сообразно с этим, зональная дифференцированность климатов Земли в целом должна проявляться весьма отчетливо<sup>2</sup>. Напротив, в пределах каждой зоны условия в некоторой степени унифицируются, нарушения «нормальной» зональности смягчаются.

Наоборот, при понижении интенсивности солнечной радиации, не только будет понижаться общий приток тепла к поверхности Земли, но будет уменьшаться и разница в количествах тепла, получаемого ею у экватора и у полюсов. Следствием этого будет, прежде всего, ослабление общей циркуляции атмосферы. Интенсивность испарения значительно снизится, как и количество выпадающих осадков, причем сокращение массы последних будет более резким, чем снижение фактически существующих температур, наблюдаемых на земной поверхности, поскольку сокращение расхода тепла на испарение и поглощения лучей облаками вызовет некоторое повышение тепловой эффективности солнечных лучей у поверхности Земли. Ослабление общей циркуляции атмосферы отразится некоторым смягчением зональной дифференцированности климатов. В то же время, ограничивая распространение климатического влияния океанов на материки, оно будет способствовать заострению противоречий между климатами морскими и континентальными. В противовес ослаблению роли зональных факторов, экстразональные факторы приобретут в определении конкретной кар-

областей по сравнению с высокотропическими. Поэтому углубление термических различий между отдельными зонами (при уменьшении содержания  $\text{CO}_2$  в атмосфере) могло противопоставляться некоторому смягчению вертикальной дифференцировки климатов в пределах каждой из них.

<sup>1</sup> Закономерности изменения главнейших черт климатов Земли в зависимости от изменений интенсивности солнечной радиации прекрасно обрисованы в ряде теоретических работ Симпсона (Simpson), посвященных в основном выяснению климатических первоначий оледенения (ср. список литературы в конце настоящей работы). Теоретическая постановка общего характера особенно ярко изложена в вводной части «Discussion on Geological Climates...» (1936) и в статье «Ice Ages» (1938).

<sup>2</sup> Это относится прежде всего к ледяным, хрупким климатическим зонам. Положение это нельзя механически распространять на зональные изменения климатов в деталях, на которых часто скапливаются и воздействия не общего порядка. Тем более было бы неосторожно перенести представление об общей зональной дифференциации климатов на детали отражения их изменения зональными изменениями растительности.

тины климатов отдельных стран, большее значение, а обусловленные ими черты климатов займут относительно видное место по сравнению с зонально-обусловленными.

Из сказанного достаточно определенно вытекает, что изменение картины зональности климатов и растительности, обусловленные изменениями количества тепла, получаемого Землей от Солнца, не могут сводиться к простому смещению климатических и растительных зон в более высокие или более низкие широты. Лишь местные изменения широтного положения отдельных зональных границ могут не сопровождаться изменениями внутренней природы каждой из разделяемых ими зон. Все же более широкие изменения картины зональности климатов и растительности, обусловленные факторами, влияющими на всю Землю, должны выражаться прежде всего в изменении самого существа зон, в наличии которых находят в каждую данную эпоху свое конкретное выражение всегда присущая климатом и растительности Земли зональная дифференцировка.

Поэтому, если такие изменения и будут находить отражение в перемещении тех или иных критических линий, которым мы придаем в современных условиях значение границ между определенными зонами, мы не должны упускать из виду, что и реальное содержание разграничиваемых ими зональных образований также не остается неизменным: что, следовательно, мы имеем дело со смещенной в определенную сторону границей двух зон, соответствующей двум современным зонам, но не абсолютно тождественных им по своему внутреннему содержанию.

При этом, климатические и ботанические показатели, характерные в настоящее время для отдельных зон, могут становиться в условиях другой эпохи характерными для других зон, не нарушая этим, однако, иных, более устойчивых их специфических особенностей. Из практики, мы нередко склонны придавать преувеличенное значение тем абсолютным величинам, которыми характеризуются климаты определенных зон в настоящее время, упуская из виду, что наиболее существенным и устойчивым моментом зональности климатов является наличие определенных соотношений между климатами в разных широтных поясах и между отдельными элементами климата в каждом из них. В зависимости от изменения количества тепла, получаемого Землей от Солнца, в каждую данную эпоху абсолютная (количественная) характеристика климатов каждого пояса может значительно изменяться, однако это не приведет их к переходу в другие зональные типы климатов, поскольку черты их, непосредственно связанные с географической широтой (например дифференцированность или недифференцированность теплового и холодного сезонов, сезонные изменения длительности дня и ночи и пр.) не будут подвержены изменениям, а главное — существо соотношений между климатами различных поясов останется в принципе почти неизменным<sup>1</sup>.

Все сказанное полностью относится, разумеется, и к зональным изменениям растительности: они заключались не столь в широтах смещения отдельных ныне существующих зон и границ между ними, сколь в общем изменении существа растительности каждого климатического пояса, в соответствии с теми формами, которые принимали их климаты в определенные эпохи, в зависимости от изменения интенсивности солнечной радиации.

Так, например, потепление области Средиземного моря в среднем на  $6-10^{\circ}$  привнесло бы к тому, что многие типы растений, рассматриваемые нами как эдификаторы тропической растительности (различные пальмы, например), распространение которых к северу ныне ограничивается низкими температурами холодного времени года, получили бы широкое распространение в субтропических широтах и даже могли бы продвинуться несколько севернее. Однако это не означало бы, что растительность субтропических стран приобрела бы характер современной тропической во всех ее чертах, ибо характерные для субтропиков сезонные явления (засушливость лета при относительном обилии зимних осадков, отчетливая дифференцировка теплового и холодного сезонов по температурам) сохранили бы полностью свое значение.

<sup>1</sup> Поэтому, например, если нам нетрудно представить себе такое потепление, при котором в области Средиземного моря установились бы среднегодовые температуры порядка  $+25-26^{\circ}$ , характерные для современных экваториальных областей (для чего потребовалось бы общее повышение температур на  $6-10^{\circ}$  против современных), то такое изменение вовсе не повлекло бы за собой ни установления в Средиземноморье климата экваториального типа, ни смещения к северу тех условий, которые соответствуют годовому изотерме  $+25^{\circ}$  в пустынной области Северной Африки. Напротив, все те черты субтропического климата, которыми характеризуются страны, тяготеющие к Средиземному морю (умеренная, но ясная дифференцировка теплового и холодного времени года, преобладание зимних осадков, жаркое и засушливое лето и т. п.) очевидно сохранились бы в основном без изменений, как сохранился бы и характер переходов к более сухому и знойному климату аридной зоны на юге, к более равномерному влажному и более холодному — на севере рассматриваемой области.

В то же время одновременное повышение температур в среднем также на  $6-10^{\circ}$  в экваториальном поясе, хотя бы и сделало экваториальные климаты соответствующей эпохи мало похожими на современные по абсолютным показателям, характеризующим их термиче, но не изменило бы их ни глубокого сходства с таковыми по таким признакам, как относительное обилие осадков, малая годовая амплитуда температур, а главное — того положения, по отношению к другим климатам земного шара, которое характеризует экваториальные климаты.



ренного пояса вообще, значительно сузилось (по крайней мере в континентальных по своим климатическим особенностям областях), на юге — вследствие непропорционального падения количества осадков понижения температур, на севере — вследствие такого дефицита тепла, при котором существование древесной растительности вообще стало невозможным; широкое распространение получили в умеренном поясе северного полушария безлесные растительные ландшафты, принявшие форму степей (в их различных вариантах) и занявшие в континентальных областях обширные пространства за пределами сферы влияния пассатов; на крайнем севере развился новый тип фригидного безлесного (тундрового) ландшафта, сменивший северные варианты лесов за пределом, ограничивающим возможность существования древесных пород; растительность наиболее мягких по своему температурному режиму частей умеренного пояса утратила черты, придававшие ей субтропический (в современном смысле), а отчасти и почти тропический облик; в экваториальных широтах, повидимому, не-лесные растительные формации получили более широкое распространение за счет сокращения площади влажных, термо-гигро (мезо)-фильных вечнозеленых лесов.

На основе всего изложенного мы можем теперь более определенно подойти к выяснению географической природы третичных флор Арктики и наметить причины и сущность тех изменений, которые привели к постепенной смене их флорам современного типа.

Теперь очевидно, что ни одна гипотеза, ставившая во главу угла перемещение существующих климатических поясов и растительных зон и допускающая, в связи с изменением положения полюсов, резкое несоответствие широтного положения местонахождения, повидимому, синхроничных (либо почти синхроничных) арктиотретичных флор единогообразного зонального облика, не представляет приемлемого пути для истолкования их природы.

Поэтому допущение, что мы имеем дело с остатками растительности, произраставшей некогда в весьма высоких широтах, — сколь бы натянутым и маловероятным ни казалось, оно нам с первого взгляда, — является, повидимому, единственно возможным теоретически мыслимым путем, не исключающим вообще возможности объяснения их природы.

Из непосредственных палеоботанических данных за это говорят единообразие состава третичных флор Арктики и определенное единство облика их компонентов, позволяющее предполагать, что мы имеем дело с остатками флор единого зонального типа (не только в широком смысле, но и более конкретно). Эти факты поддаются объяснению едва ли иначе, как при допущении более или менее единогообразного широтного положения всех районов, где обнаружены арктиотретичные флоры (собственно), т. е. трактовок последних как флор циркумполярных. Имюющиеся между отдельными флорами различия в деталях их состава хорошо уязвимы с этим. В частности, более теплолюбивый характер флоры Диска (Гренландия), по сравнению с таковыми Шпицбергена и Земли Гриннелла, отвечает тому различию в их широтном положении, которое имеет место и теперь.

Не менее важно отсутствие в таких палеоботанических данных, которые находились бы в прямом противоречии со сделанным допущением. Не только более южные эоценовые и олигоценные флоры Средней Европы, но также и соответствующего возраста флоры восточной Азии и Америки, хотя и отличаются от арктиотретичных в очень различной степени, но их отличие единообразно в том отношении, что ни одна из них не может претендовать на признание значения флоры более высокоширотного зонального типа, чем третичные флоры Арктики. Отличия их, все-таки, всегда отличия в сторону соответствия условиям климатов, могущих существовать в более низких широтах.

Отметим, что остатки типичных арктиотретичных флор (в узком смысле) не были обнаруживаемы в значительном удалении от берегов арктических морей или связанных с ними водных пространств прошлого. Поэтому, говоря о соответствующей растительности, мы можем смотреть на нее как на тип высокоширотной растительности приморских областей.

Естественно, что допущение существование в Арктике — у берегов Полярного бассейна и смежных морей — климатических условий, вкратце характеризованных нами раньше, мы не можем иначе, как допустить весьма значительное общеземное изменение климатов, т. е. в конечном счете допустить наличие космических причин этого изменения. Мы и склонны делать это, считая, что основным фактором, обуславливающим процветание богатой древесной растительности в высоких широтах, должно было быть общее усиление солнечной радиации, или, иными словами, более интенсивный приток солнечного тепла к поверхности Земли в третичное время, по сравнению с современной эпохой.

Мы видели уже, что усиленно нагрева Земли лучами Солнца должны были сопутствовать закономерные изменения климатов, проявляющиеся во всех широтных поясах.

В тех широтах, с которыми мы имеем дело, должно было иметь место, кроме общего значительного повышения температур, прежде всего — резкое усиление циклонической деятельности; усиленное испарение, при сосредоточении повышенной массы паров (под влиянием общих законов циркуляции атмосферы) в циклонических зонах, должно было иметь следствием исключительно большую облачность в нашей зоне и соответствующее увеличение количества осадков. Все эти обстоятельства должны были повлечь за собою не только

конкретное ботаническое выражение тех зональных закономерностей, которые в прошлом (при других общеземных климатических условиях) находили свое выражение в их существовании.

общее изменение высокоширотных климатов, но и смягчение различий между климатами «океанической» и «континентальной» Арктики, как в отношении количества осадков, облачности, ветренности, так и в смысле ограничения возможности развития в отдаленных от Атлантического океана секторах Арктики антициклонических условий, вызывающих на редкое переохлаждение в зимнее время.

Потому зимние условия всей Арктики могли быть относительно единообразными, что, как мы видели выше, как раз и требуется для объяснения единообразия растительных остатков, находящихся в различных секторах.

Влияние моря на сушу, при интенсивности циклонической деятельности и прохождении осей циклонов в основном южнее полярного побережья тогдашних Евразии и Америки, должно было быть весьма интенсивно, хотя может быть и не очень глубоко в смысле проникновения его вглубь материков. Поскольку Полярный бассейн при господствовавших в то время условиях не мог быть ледовитым, влияние его на климат побережий должно было быть типично морским. Летом морские ветры должны были умерять температуры побережий. Но те более резкие явления захлаживания, которые связаны с ветрами, дующими с покрытой льдом поверхности океана в настоящее время, при этом не могли иметь мест. Зимние ветры должны были служить одинаково и фактором усиления приноса ледов и согревающих влиять на прибрежные районы, ставя малохолодостойкие растения в более благоприятные условия по сравнению с теми, которые могли господствовать в глубине материка, хотя бы и в более низких широтах. Значительная полусезонность в течение всего года облачность и влажность воздуха имели значение как ограничители испарения и как факторы, умеряющие колебания температур. Суточная кривая температур должна была быть крайне пологой, как вследствие уже указанных сочетаний условий, так и потому, что малая полуденная высота Солнца сочеталась в высоких широтах с непрерывностью нахождения его над линией горизонта в течение значительной части лета.

Благодаря в общем высокому уровню летних температур, значительной продолжительности вегетационного периода, мягкости зим, обилию осадков и отсутствию засушливых периодов, мощная древесная растительность должна была иметь весьма благоприятные условия для своего развития. Однако вследствие низкого подъема Солнца над горизонтом, при сильной (обычно, вероятно, сплошной, притом мощной) облачности, растения, несмотря на круглосуточное освещение в течение большей части вегетационного периода, должны были, очевидно, испытывать некоторый недостаток света. Они выжидали в общем в обстановке, соответствующей нашему представлению о теневых условиях: по последние окружали их повсюду, вне зависимости от частных особенностей местообитания.

Приспособительной реакцией растений на эти особенности условий существования должно было явиться увеличение поверхности листьев, т. е. как раз та самая «лиственная» черта многих листопадных древесных пород третичной Арктики, которая отмечается как специфическое отличие арктиотретичных флор собственно от других, близких к ним по своему составу флор третичного времени. И нам становится понятным, почему эти черты морфологии листопадных деревьев получили наиболее сильное выражение именно в Арктике, так как в относительно низкоширотных, более континентальных по своим условиям, частях умеренного пояса предпосылки для их развития если и имелись, то в значительно меньшей степени. В то же время другая особенность Арктики — ничтожная суточная амплитуда температур, при достаточно высоком общем их уровне, также должна была отражаться весьма благоприятно на развитии любых крупнолиственных форм. Не следует упускать из вида, что в области, где в течение ряда месяцев солнечное освещение отсутствует вовсе, вегетация растений, даже при высоком среднем уровне температур и очень мягкой зиме, не могла начинаться особенно рано. Практически она начиналась, очевидно, при почти непрерывном дне. Но если и теперь во многих районах Арктики опасность заморозков среди лета почти отсутствует, то при общем повышенном уровне температур она на протяжении всего вегетационного периода должна была отсутствовать совершенно. Поэтому развитие деревьев с крупной и относительно нежной листвой не могло испытывать здесь тех затруднений, которые испытывают, например, многие древесные породы муссонных областей, подвергшиеся в начале вегетационного периода интенсивному нагреву в течение дня и резкому охлаждению (часто с падением температур значительно ниже 0°) в ночные часы. И в этом смысле условия третичной Арктики, хотя и относительно прохладной по сравнению с более южными частями зоны смешанных лесов того времени, являлись оптимальными условиями для развития широколиственных древесных пород.

Таким образом, предположение о приуроченности арктиотретичных флор к высокому широтам как-будто расширяет наши возможности в отношении истолкования экологической природы характернейших их компонентов.

Тем не менее, мы не могли бы уверенно отстаивать наши представления в том случае, если принятие нашего толкования третичных арктических флор влекло бы за собою такие допущения в отношении характера растительности остальных частей земного шара, которые не соответствовали бы установленным палеоботаническим фактам. В частности, мы не можем обойти вопроса, почему характер зональных изменений растительности к югу от Арктики в Европе, с одной стороны, и у берегов Тихого океана — с другой, был столь различным, как это фиксируется палеоботаническими данными.

При нашем толковании существа происходящих на Земле климатических изменений, эоценовые флоры средних широт Европы (полтавский флоры Криштофовича) должны были обитать в области, находившейся под интенсивным влиянием Атлантического океана и каковому добавалось и влияние Тетиса — гораздо более мощного источника климати-

ческих воздействий, чем современное Средиземное море. Поэтому высоким температурам теплого времени года здесь должна была противостоять теплая же зима, и именно это обстоятельство — отсутствие зимних холодов — должно было определять возможность существования множества вечнозеленых деревьев, придававших флорам полтавского типа черты, сближающие их с современными субтропическими и даже тропическими.

Иные условия должны были господствовать в пределах области развития флор тургайского типа. Большая континентальность климата северной Азии, очевидно, находила свое выражение прежде всего в относительной холодности зим, которые хотя и были весьма мягкими по сравнению с современными, но все же являлись настоящими зимами — с их морозами, снеговым покровом и другими чертами, нашедшими исключительную возможность приобития растительностью «тропических» черт. Развитие (хотя бы и менее интенсивное, чем теперь) сибирского антициклона обуславливало, очевидно, и большую морозность сибирских зим по сравнению с арктическими, а в весенние месяцы (при вероятно более раннем, чем в Арктике, наступлении весны) — значительную вероятность повторных переходов температуры через критическую величину ( $0^{\circ}$ ) в течение суток уже после того, как вегетация вообще стала возможной. Если учесть также и очевидное уменьшение количества осадков в глубине материка, то природа относительно мелколистненных флор нижнего течения Лены, казавшихся более бедными по сравнению с флорой о. Новая Сибирь, станет понятной без дополнительных пояснений.

Для Дальнего Востока и возможные теоретические соображения и фактически нашедшие ботанические данные одинаково заставляют предполагать отчетливую выраженность у с с о н о г о р е ж и м а в течение всего третичного периода. При наличии его, общее повышение температур во всех широтах должно было найти отражение в известном потеплении всех сезонов. Количество летнего тепла в умеренных широтах восточной Азии скоро бы достигло при этом величин не только достаточных для обеспечения прорастания тропических растений, но даже избыточных<sup>1</sup>; высоким температурам соответствовали бы и достаточно обильные осадки. Однако преобладание токов воздуха с материка к океану в зимние месяцы, порождающая понижение облачности, усиленную потерю тепла земной поверхностью, при скудости зимних осадков, должно было иметь следствием достаточно резкую выраженность зимы, как действительно холодного (и относительно сухого) времени года, а в пределах ее — при относительно высоком стоянии солнца днем и сильной потере тепла ночью — и тем резким колебаниям температуры, при которых наличие морозов (хотя бы и непродолжительных, но порою довольно резких) является неизбежностью. Эти условия, весьма ограничивающие продвижение на север вечнозеленых лиственных деревьев на востоке Азии и в настоящее время, должны были иметь то же значение и в прошлом. Поэтому благоприятные черты муссонного климата (жаркое лето, обилие летних осадков) могли быть реализованы только теми компонентами растительности, которые обладают соответствующей выносливостью по отношению к противоположным условиям холодного времени года. А таковыми — в ряду лиственных древесных пород — являются только листопадные формы.

Вследствие этого устойчивости чл преобладания в составе растительности умеренной восточной Азии требует для своего объяснения вовсе не допущения малой изменчивости общего уровня температур в этой части Земли, но прежде всего устойчивого существования муссонного режима, обеспечивающего такой характер распределения этих температур (а также и осадков) во времена года, при котором даже значительное общее потепление не в состоянии было бы привести к коренному изменению облика растительности, в смысле обогащения ее тропическими и субтропическими вечнозелеными формами.

Весьма важным для суждения о правильности нашего толкования условий эоценового времени является вопрос о расположении и характере аридных зон. К сожалению, прямые палеоботанические данные, на которые мы могли бы опереться в разрешении этого вопроса, чрезвычайно ограничены. Указания на ксерофиллизацию и обеднение растительности, связанные с сухостью климата, можно усмотреть в оскудении флор полтавского типа, констатируемом в извнепретичных отложениях Средней Азии. Показатели относительной ксероморфности усматриваются и в ископаемых флорах Посьетского района на Дальнем Востоке. Но подобные данные слишком отрывочны для того, чтобы строить на их основе широкие предположения. Не является ли самая бедность зоны, простирающейся на  $10-15^{\circ}$  к северу от тропика Рака, остатками третичных флор косвенным указанием на возможность того, что не только условия образования осадков (преобладание в соответствующих пространствах морских осадков определенных возрастов над континентальными) были неблагоприятны для их консервации, но, может быть, и скудность растительности сыграла в этом отношении определенную роль?

Значительно более веским является, однако, то фактическое положение, что переход от арктотретичных флор до содержащих многочисленные элементы тропического типа флор европейского зоена (полтавские флоры) совершается целиком через посредство лесных флор различного типа, и мы не находим никаких признаков присутствия безлесных ландшафтов, отграничивавших леса умеренного типа от субтропических и почти тропических. На основании палеоботанических данных мы можем предположить и утверждать, что северная притропическая аридная зона в течение всего третичного времени не смещалась к северу от тех пространств, которые она охватывает в настоящее время. Поэтому нам приходится предположить, что флоры полтавского типа существовали под относительно

<sup>1</sup> Не только в южном, но и в среднем Китае летние температуры и в настоящее время выше, чем температуры, характерные для экваториального пояса.

высокими широтами, поскольку мы должны искать им место в пределах пространства к северу от притропической аридной зоны.

Напротив, если бы мы допустили, что Шпицберген, Гренландия и другие районы приатлантической Арктики были смешены к югу на 20° по сравнению с их современным положением, мы, кроме ряда других допущений, должны бы были допустить, что часть Европы, лежащая в наши дни между 40-й и 50-й параллелями, должна бы была занять пространство между 20 и 30° с. ш., т. е. оказаться в пределах притропической аридной зоны, с неизбежными последствиями этого в отношении ее растительности. Это никак не вяжется с теми данными, которыми мы располагаем в отношении третичных флор Средней Европы, Украины и пр. Рассматривая их не оторвано от других данных, мы вынуждены признать, что характер их говорит не в пользу, а против допущения, что широтное положение стран, примыкающих к северной половине Атлантического океана, подвергалось в течение третичного периода сколько-нибудь значительным изменениям.

Итак, мы не видим более оснований для того, чтобы оспаривать возможность существования третичных флор Арктики, сихронных им внearктических флор и всех флор, относящихся к более поздним эпохам третичного периода, под теми широтами, под которыми мы находим в наши дни их остатки. И мы не видим никаких оснований для того, чтобы пытаться отвергать наличие весьма глубоких общемировых изменений климата, происшедших с эпохи до наших дней, поскольку имеющиеся гипотезы, представлявшие попытку обойтись без такого допущения, заменяя его допущением смешения зон в связи с перемещением полюсов, не в состоянии объяснить природы флор третичного времени и заведомо нас, при их последовательном развитии, в неразрешимых противоречиях с фактами.

Оговоримся, что мы не придаем нашим конкретным выводам значения окончательных, скорее лишь наметив определенный путь разрешения одной из существенных палеоклиматологических и палеофитогеографических проблем. Тем более мы вовсе не претендуем на общее решение вопроса о возможности или невозможности перемещения полюсов и порожаемых им явлений. И если мы заняли в данной работе вполне определенную позицию по отношению к соответствующим теориям, то это является не следствием нашего присоединения к той или иной геофизической концепции, но лишь отражением того, что для объяснения тех конкретных явлений прошлого Земли, которыми мы занимаемся, выдвижение и развитие указанных теорий и гипотез не является оправданным.

Северная база Академии Наук СССР  
Архангельск

### Литература

- Криштофович А. Н. (1930). Основные черты развития третичной флоры Азии. Изв. Гл. бот. сада, XXIX, 3—4.— Криштофович А. Н. (1933). Курс палеоботаники.— Степан П. И. (1939). Очередные задачи науки в области изучения и использования ископаемых углей СССР. Вестн. Акад. Наук СССР, 1939, № 6, стр. 16—26.— Толль Э. (1899). Очерк геологии Новосибирских островов и важнейшие задачи исследования полярных стран. Зап. Акад. Наук, VIII сер., т. IX, № 1.— Heer O. (1868—1880). Flora fossilis arctica. I—VII.— Heer O. (1869). Flora fossilis alaskana. Kgl. Sv. Vet.-Akad. Handl., Bd. 8, № 4.— Heer O. (1870). Die miocene Flora und Fauna Spitzbergens. Kgl. Sv. Vet.-Akad. Handl., Bd. 8, № 7.— Heer O. (1874). Nachträge zur miocenen Flora Grönlands. Kgl. Sv. Vet.-Akad. Handl., Bd. 13, № 2.— Heer O. (1876). Beiträge zur fossilen Flora Spitzbergens. Kgl. Sv. Vet.-Akad. Handl., Bd. 14, № 5.— Heer O. (1880). Nachträge zur fossilen Flora Grönlands. Kgl. Sv. Vet.-Akad. Handl., Bd. 18, № 2.— Koeppen W. und Wegener A. (1924). Die Klimate der geologischen Vorzeit.— Nathorst A. G. (1888). Zur fossilen Flora Japan's. Paläontol. Abh. v. Dames-Kayser., IV Bd., № 3.— Nathorst A. G. (1910). Beiträge zur Geologie der Bären-Insel, Spitzbergens und des König-Karl-Landes.— Neumayr (1880). Erdgeschichte, Bd. II.— Schmalhausens J. (1890). Tertiäre Pflanzen der Insel Neusibirien. Mém. Ac. Sc. Pétersb., VII sér., XXXVII, № 5.— Simpson G. (1929). Past Climates. «Nature», 28. XII 1929.— Simpson G. (1930). Past Climates. Memoirs and Proceedings of the Manchester Literary and Philosophical Society. Jan. 1930.— Simpson G. (1930). The Climate during the Pleistocene Period. Proc. Royal Soc. of Edinburgh (Sess. 1929—1930), vol. L, part III, № 21.— Simpson G. (1934). World Climate during the Quaternary Period. Quart. Journ. R. Meteorological Soc. vol. LX, № 257.— Simpson G. (1938). Ice Ages. «Nature», 2 IV 1938, suppl., pp. 591—598. Discussion on Geological Climates, opened by G. C. Simpson. Proc. of the Royal Soc. B, vol. 106. 1930.— Toll E. (1890). Geologische Bemerkungen zu den «Holzbergen» der Insel Neusibirien. Mém. Ac. Sc. Pétersb., VII sér., XXXVII, № 5, (ss. 1—9).

## А. П. ШЕННИКОВ и А. Ф. ИОФФЕ

## К биологии пустынных злаков-эфемеров

(Получено 17.VII 1943)

Биология пустынных злаков-эфемеров известна еще мало, несмотря на ее научный и практический интерес. Интересны, прежде всего, быстрые темпы жизни эфемеров и их годичный ритм. Их развитие — от прорастания семян до плодоношения — происходит в течение 1—1.5—2 весенних месяцев. Остальные 10—11 месяцев они находятся в виде покоящихся семян, т. е. в состоянии анабиоза. Недавно выяснено, впрочем, что некоторые однолетние эфемеры в южных пустынях ведут себя как озимые растения. Всходы их появляются осенью (если она достаточно дождлива) и продолжают расти, хотя и очень медленно, в течение всей зимы, если она не холодна, или холода чередуются с более теплыми, бесснежными периодами. Весной они только быстро продолжают и заканчивают довольно длинный, в общем, цикл жизни. Такой ритм позволяет заключить, что пустынные злаки-эфемеры, растения сухих и знойных климатов, по существу не ксерофиты, а мезофиты и не особенно требовательны к теплу. За то же говорят и захождение некоторых из них иногда очень далеко на север; например, *Bromus tectorum*, *Br. squarrosus* изредка встречаются, как случайно занесенные сорняки, вплоть до Ленинграда и Мурманска. Нельзя ли в таком случае культивировать их у нас, имея в виду, что многие пустынные злаки-эфемеры на их родине считаются превосходными пастбищными растениями, в короткий срок дающими много корма на весенних пастбищах? Отлична ли их биология от биологии наших однолетних и озимых злаков, явных мезофитов? Таковы вопросы, побудившие нас заняться сравнительным изучением пустынных и некоторых северных однолетних кормовых злаков.

С 1938 г. мы культивировали в питомнике Лаборатории геоботаники Петергофского биологического института следующие виды:

|                                |                                           |
|--------------------------------|-------------------------------------------|
| <i>Bromus tectorum</i> L. ☉    | <i>Agropyrum prostratum</i> P. B. ☉       |
| <i>B. squarrosus</i> L. ☉☉     | <i>Aegilops squarrosa</i> L. ☉            |
| <i>B. sterilis</i> L. ☉        | <i>Ae. crassa</i> Boiss. ☉                |
| <i>B. madritensis</i> L. ☉     | <i>Ae. cylindrica</i> Host. ☉             |
| <i>B. japonicus</i> Thbg. ☉    | <i>Ae. triuncialis</i> L. ☉               |
| <i>B. commutatus</i> Schr. ☉   | <i>Ae. ovata</i> L. ☉                     |
| <i>B. racemosus</i> L. ☉☉      | <i>Hordeum crinitum</i> Desf. ☉           |
| <i>B. mollis</i> L. ☉☉         | <i>Psilurus aristatus</i> D. J. ☉         |
| <i>B. oxyodon</i> Schr. ☉      | <i>Heteranthelium piliferum</i> Hochst. ☉ |
| <i>B. macrostachys</i> Desf. ☉ | <i>Vulpia myuros</i> Gm. ☉                |
| <i>B. Danthoniae</i> Tr. ☉     | <i>Poa annua</i> L. ☉☉                    |

Всего 22 однолетних (☉) и иногда двухлетних (☉☉) видов. Из них большинство распространено в сухом Средиземноморье и в среднеазиатских пустынях, в южных степях и севернее южных степей не встречается. У нас в Петергофе все они отлично росли, цвели, плодоносили, давая всхожие семена.

Таким образом, экологические условия физической среды, характеризующие окрестности Ленинграда, для всех этих растений вполне приемлемы, и, следовательно, еще раз подтверждается утверждение Дарвина о том, что распределение видов не может быть объяснено только различиями в климате и в других факторах физической среды. Очевидно, ленинградские почвы и климат составляют комплекс факторов среды, лежащий не вне, а внутри экологического ареала перечисленных южных растений.

Ритм развития и степень развития были различны в зависимости от времени посева. При позднеосеннем (предзимнем) посеве всходы появлялись

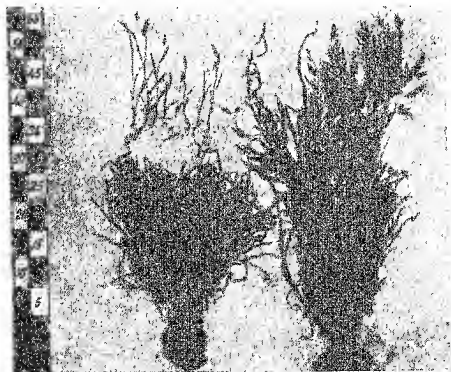


Рис. 1. *Bromus squarrosus*. Вверху слева — при позднеосеннем посеве. Остальные — мощные, обильно кустистые экземпляры весеннего посева.

рано весной, не кустились или кустились весьма слабо, и все побеги быстро переходили в генеративную фазу, цвели, плодоносили и отмирали. Продолжительность цикла жизни равнялась 1,5—2—2,5 месяца. Общий вид взрослых растений не отличался существенно от одноименных растений, собранных в пустынях и сохраняемых в гербариях: низкий рост, ничтожные облиственность и кущение, часто даже отсутствие кущения, или же из одного семени развивается только 2—3 или немного более стеблей (рис. 2, вверху слева; рис. 3, вверху). Корневая система слабо развита.

При посеве весной, но не позже конца мая, всходы кустились сильно; в кусте от одного зерна насчитывалось много десятков побегов. Часть побегов перешла в генеративную фазу. Продолжительность цикла жизни удлиннялась, так как все побеги колосились одновременно. Но первые из выколосившихся достигали фазы плодоношения также через 1,5—2,5 месяца от появления всходов. По внешности растения, выросшие из семян, посеянных весной, сильно отличались от растений позднеосеннего посева гораздо большей мощностью и необычайно большой кустистостью (рис. 1, 2, 3). Соответственно мощно развивалась и корневая система.

При посеве более позднем, не ранее первой половины июня и до середины июля, кущение было чрезвычайно интенсивно, образовались плотные большие кусты вегетативных побегов. Последние до осени оставались в вегетативном состоянии; лишь у некоторых видов (*Bromus tectorum*,

*B. squarrosus*) в части кустов немногие побеги переходили в генеративную фазу (выколашивались).

Так вели себя *Bromus tectorum*, *B. squarrosus*, *B. oxyodon*, *B. mollis*, *B. Danthoniae*, *B. sterilis*, *Aegilops triuncialis*, *Ae. crassa*, *Hordeum crinitum*, *Psilurus aristatus*, *Heteranthelium piliferum*, *Vulpia myuros*. Два последние оставались вегетативными даже при посеве в начале мая. Наоборот, даже при посеве в июле переходили в генеративную фазу *Bromus madritensis*, *B. macrostachys*, *B. racemosus*, *B. commutatus*, *Aegilops squarrosa*, *Ae. ovata*, *Ae. cylindrica*. Эта группа растений оказалась, таким образом, состоящей из яровых однолетников. Первая же — из озимых, которые, однако, при предзимнем посеве ведут себя как яровые.

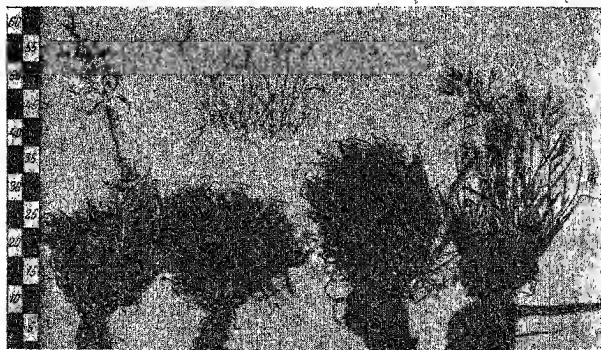


Рис. 2. *Bromus oxyodon*. Вверху — жалкие растеньица — позднеосенний посев (подзимний). Внизу — мощные растения — поздневесенний и летний посев.

Озимые однолетние эфемеры особенно интересны своей способностью сильно куститься при летнем посеве, оставаясь в вегетативном состоянии. Осенью они идут под снег с зеленой листвой, и если снежный покров достаточен, как это было в зиму 1939/40 г., переносят большие морозы и весной продолжают рост, колосются и отмирают после плодоношения. Малоснежная с частыми оттепелями и гололедицей зима 1938/39 г. была для них губительна.

Примечательно то обстоятельство, что при весеннем посеве некоторые кусты *Bromus squarrosus* и *B. oxyodon*, обильно кустая летом и частично выколашиваясь, осенью отмирали не полностью. Отмирали только отплодоносившие побеги, а не выколосившиеся (в том же кусте) оставались на зиму и продолжали развитие весной, причем число их весной увеличивалось. Другими словами, эти растения превращались из однолетних в двухлетние. Не исключена возможность, что из вновь развившихся в кусте вегетативных побегов не все выколосится во второе лето жизни куста. Тогда можно ожидать, что побеги, оставшиеся вегетативными во второе лето жизни куста, продолжат свое развитие в третье лето. Иначе говоря, однолетний эфемер превратится в многолетнее растение.

Наши наблюдения доказывают индуцированность ритма изучавшихся озимых однолетников. При летнем посеве, если осадков достаточно (или при поливе), эти однолетки ведут себя как озимые растения. При позднеосеннем и ранневесеннем посевах (и при летнем, если лето и осень сухи и

всходы не появляются до весны, что часто и бывает в области распространения эфемеров) они ведут себя как яровые растения, сохраняя при этом быстрый темп прохождения вегетативной фазы и всего цикла. При летнем посеве в условиях нашего влажного климата озимые пустынные эфемеры перестают быть эфемерами и развиваются по образцу северных озимых однолетников.

Кормовое значение исследованные растения имеют только в вегетативном состоянии, и значение это тем больше, чем обильнее кушение и продолжительнее вегетативная фаза. Из предыдущего ясно, что при осеннем посеве они не имеют у нас кормовой ценности, так как почти не кустятся

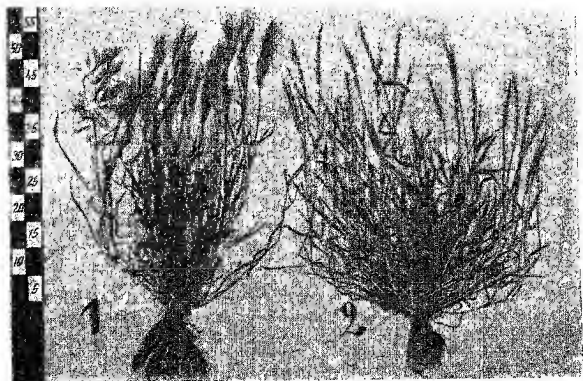


Рис. 3. 1—*Bromus madritensis*; 2—*Aegilops squarrosa*.

и очень быстро и сполна выколашиваются после зимовки. При ранневесеннем посеве кормовое значение их больше, а при летнем — еще больше.

Чтобы дать представление о степени развития отдельных кустов (возникших из одного зерна путем кушения) [при летнем посеве, приведем некоторые данные.

Число побегов (вегетативных) в одном кусте очень часто достигало 100—150 и до 300—400 побегов.

Например:

*Bromus squarrosus*: 108, 113, 116, 124, 129, 128, 134; *B. oxyodon*: 391, 346; *B. tectorum*: 108, 130, 140, 143, 166, 168, 184; *B. racemosus*: 181; *B. sterilis*: 178; *Agropyrum prostratum*: 152, 166, 273, 309, 314, 353, 417, 483.

Для сравнения — у наших однолетников: *Poa annua*: 148, 452.

Для сравнения — обычные луговые многолетние злаки в первое лето жизни: *Alopecurus pratensis*: 172; *Festuca pratensis*: 260.

Эти максимальные числа характеризуют кустистость исследованных однолетников как очень большую; она не меньше, а часто и больше кустистости многолетних злаков. В более густых посевах преобладали менее кустистые особи, у которых количество вегетативных побегов измерялось лишь десятками. Встречались среди них и очень слабые кусты, а некоторые и совсем не имели вегетативных побегов.

В летних посевах кушение неизменно было больше, чем в посевах ранневесенних и поздисосенних. Однако среди растений осеннего посева встречались немногочисленные особи, обильно раскустившиеся.

Вегетативные побеги растений летнего посева были не только многочисленны, но и сильны. Часто встречались ветвистые вегетативные побеги; у них нижние узлы были несколько раздвинуты и несли боковые ветви. Число ветвей на одном побеге достигало 3—4. Наиболее часто ветвистость наблюдалась в кустах *Bromus oxyodon*. Воздушно-сухой вес одного вегетативного побега *Bromus squarrosus* (летнего посева) равнялся 17—21 г в коллекционных посадках и 0.5—20.7 г в разбросных посевах. У *Bromus tectorum* — от 7.1 до 16.3 г. У *Bromus oxyodon* в разбросном посеве — от 0.2 до 23.8 г.

Воздушно-сухой вес надземной и подземной массы (корней) одной особи (куста), средний из взвешивания трех средних экземпляров, приводится для некоторых видов в табл. 1.

ТАБЛИЦА 1

| Название растения            | Надземная масса (побег) в г | Подземная масса (корни) в г | Отношение веса побегов к весу корней |
|------------------------------|-----------------------------|-----------------------------|--------------------------------------|
| <i>Bromus racemosus</i> .    | 18.66                       | 5.30                        | 3.5:1                                |
| <i>B. sterilis</i> . . . . . | 42.97                       | 8.51                        | 5.0:1                                |
| <i>B. tectorum</i> . . . . . | 11.61                       | 2.99                        | 3.9:1                                |
| <i>B. oxyodon</i> . . . . .  | 27.32                       | 7.9                         | 3.5:1                                |
| <i>Poa annua</i> . . . . .   | 8.20                        | 3.27                        | 2.5:1                                |
| <i>Dactylis glomerata</i> .  | 9.80                        | 3.60                        | 2.7:1                                |
| <i>Alopecurus pratensis</i>  | 14.82                       | 6.05                        | 2.5:1                                |
| <i>Festuca pratensis</i> . . | 26.85                       | 9.90                        | 2.7:1                                |

Из табл. 1 видно, что многолетние луговые злаки (первоцветки) и однолетний мятлик имеют менее резкое расхождение между весом надземной и подземной частей, чем пустынные злаки. Масса побегов у первых меньше, чем в три раза превышала массу корней, у второй же — более чем в три раза (до 5). Надземная масса одного куста достигала, а у некоторых видов и превышала массу одного куста многолетних луговых злаков того же возраста. Длина вегетативных побегов, разнообразная у различных видов, чаще всего была около 20—25 см.

При обычном разбросном посеве *Bromus squarrosus*, 14.V 1940 г. всходы появились 23.V, начало кущения отмечено 15.VI, но дальше оно не продолжалось, так как начался выход в трубку — 20.VI, колошение — 23.VI, цветение — 8.VIII и обсеменение зрелыми плодами отмечено 30.IX. Вегетативных побегов почти не оставалось. При посеве через месяц (14.VI) всходы появились только 18.VII, так как была засуха. Кущение началось 8.VIII и продолжалось до осени. 12.X срезаю с 1 м<sup>2</sup> 290 г вегетативных побегов (воздушно-сухой вес). Новый посев 18.VII попал под дождь, и всходы появились уже 23.VII; кущение началось также 8.VIII, продолжалось до осени и 12.X с 1 м<sup>2</sup> срезаю 175 г (воздушно-сухой вес). Следующий посев через месяц (14.VIII) дал всходы 19.VIII, кущение началось 10.IX, но тогда же началось и осеннее увядание, прироста более не было. При посеве 14.IX всходы появились 10.X, но этим дело и ограничилось, кущения не было.

Из этого примера видно, что наибольшее кущение и наибольшая кормовая масса (вегетативных побегов) получается при посеве в июне и июле. Более ранние и более поздние посевы для получения кормовой массы нецелесообразны.

Рассмотренные выше различия в развитии озимых однолетников, посеянных в разные сроки, объясняются отсутствием или наличием и степенью яровизации. Вегетативные побеги переходят в генеративную фазу после того, как пройдут стадию яровизации. Озимые однолетники при обычном в природных условиях позднелетнем и ранневесеннем прорастании проходят естественную яровизацию при действии пониженной температуры (вплоть до заморозков) в это время года. Поэтому они и не куствуют или

кустятся слабо. Успевают возникнуть лишь немногие побеги, и каждый из них яровизируется, делается генеративным, и его удлинение в плодonoсящий побег тормозит кущение.

Так происходит в условиях пустыни, так и в нашем климате, и поэтому посевы (и самосев) поздней осенью и рано весной имеют и у нас и в климате пустынь сходный результат: ничтожное кущение, развитие почти исключительно генеративных побегов.

Отсутствие яровизации при июньских и июльских посевах, т. е. в теплое время года, приводит к интенсивному кущению, которое не тормозится развитием генеративных побегов. Это положение проверено нами по отношению к *Bromus squarrosus* и *B. tectorum* опытами с искусственной яровизацией.

Опыты с *Bromus tectorum* в 1939 г. дали следующие результаты (табл. 2).

ТАБЛИЦА 2

| Способ воздействия                                                           | Число под-опытных растений | Состояние в конце лета                                                                     | Число вегетативных побегов в одном кусте |
|------------------------------------------------------------------------------|----------------------------|--------------------------------------------------------------------------------------------|------------------------------------------|
| Без яровизации, без промораживания семян . . . . .                           | 10                         | Все остались в вегетативном состоянии                                                      | (56—) 100—136 (—143)                     |
| То же . . . . .                                                              | 10                         | То же                                                                                      | 42—168, средн. 104                       |
| Без яровизации, сухие семена проморожены . . . . .                           | 10                         |                                                                                            | 73—130, средн. 97                        |
| То же . . . . .                                                              | 10                         |                                                                                            | 84—140, средн. 109                       |
| Кратковременная яровизация (6—10 дней) при 1° около 0° (в погребе) . . . . . | 10                         |                                                                                            | 83—166, средн. 125                       |
| То же . . . . .                                                              | 25                         |                                                                                            | (48—) 60—80 (—108)                       |
| Продолжительная яровизация (21—23 дня) . . . . .                             | 14                         | 11 выколосились, 24 выколосились, из них 2 — без вегетативных побегов (сплошное колошение) | (4—) 20—69                               |
| То же . . . . .                                                              | 25                         |                                                                                            | (0—4—) 10—45 (—61)                       |
| „ „ . . . . .                                                                | 23                         | Все выколосились, из них 10—сплошное колошение (без вегетативных побегов)                  | 0—2—74                                   |
| „ „ . . . . .                                                                | 7                          | Все выколосились, из них 3—сплошь                                                          | 0—2—80                                   |
| „ „ . . . . .                                                                | 20                         | Все выколосились, из них 3—сплошь                                                          | 0—1—62                                   |

Аналогичные результаты получились и из опытов с яровизацией *Bromus squarrosus*. Но контрольный посев (без яровизации) был проведен слишком рано (20.V) и подвергся естественной яровизации. Отличие контрольных растений от искусственно яровизированных оказалось в том, что искусственная яровизация усилила эффект естественной яровизации. Последняя была, повидимому, слишком непродолжительной: три растения из 25 остались в вегетативном состоянии, сильно кустились (124, 116, 134 побега в кусте), и только одно растение из 22 выколосившихся было без вегетативных побегов, т. е. яровизировались все его побеги. В другом опыте из 25 растений в вегетативном состоянии осталось одно (48 вегетативных побегов) и без вегетативных побегов были 4 из 24 выколосившихся.

Искусственная же яровизация, усилил действие естественной, яровизировала все особи, причем многие яровизировались полностью и остались без вегетативных побегов, у других генеративных побегов было больше, чем вегетативных.

Итак, отсутствие яровизации или непродолжительная (недостаточная) яровизация, или только промораживание сухих семян — задерживают рост озимых однолетних в фазе кущения и необычайно усиливают кущение.

Более продолжительная яровизация (21—23 дня) вызывает быстрый переход побегов в генеративную фазу, тем самым превращая озимое растение в яровое и резко уменьшая кустистость. Однако часть особей и при этой продолжительности яровизации оставалась — в наших опытах — в вегетативном состоянии и сильно кустилась, или же в кусте из многих вегетативных побегов выколачивались 1—2—немногие, остальные же не переходили в генеративную фазу.

Можно предположить, что наши позднеосенние посевы (около 20—25.V) давали растения с более обильным кущением и с частичным колошением потому, что естественная яровизация в это время была, но недостаточная. Наоборот, при позднеосенних посевах растения почти нацело переходили (в следующее лето) в генеративную фазу потому, что яровизация их в течение весны (а может быть и осенью) была гораздо более продолжительной и более эффективной.

Яровизированные *Bromus tectorum* в наших опытах достигали цветения через 46—57 дней после появления всходов, и тогда кущение их прекращалось. Неяровизированные же, оставаясь в вегетативном состоянии, продолжали куститься еще 15—30 дней. Следовательно, яровизация укорачивала период состояния озимых однолетников в вегетативной фазе и тем самым уменьшала их кормовое значение (укорачивая период годности для пастбищного использования).

Сокращая кущение, яровизация уменьшала средний вес одного побега. Так, в неяровизированных кустах *Bromus squarrosus* средний вес одного побега был 17—21 г, а в яровизированных 3—9.4 г.

Кроме сроков посева и связанной с ними яровизации, изучались и некоторые другие факторы (удобрение, срезание, густота посадки, межвидовая конкуренция) в их влиянии на кущение, т. е. на производительность кормовой массы.

Удобрение (конский навоз) явно увеличивало средний вес куста, и наоборот (табл. 3):

ТАБЛИЦА 3

|                                    | Без удобрения | Удобренный |
|------------------------------------|---------------|------------|
| <i>Bromus squarrosus</i> . . . . . | 6.0 г         | 11.0 г     |
| » . . . . .                        | 6.1 »         | 10.2 »     |
| <i>B. oxyodon</i> . . . . .        | 4.0 »         | 8.7 »      |
| » . . . . .                        | 2.3 »         | 11.5 »     |

Количество побегов в кусте на удобренных делянках увеличилось, и именно благодаря этому увеличился и средний вес куста (так как длина побегов осталась без заметных изменений).

Сопоставление *Bromus squarrosus* и *B. oxyodon* показало, что большое значение для кущения имеют специфические видовые особенности различных злаков-эфемеров. Например, *Bromus squarrosus* свойственно куститься обильнее, чем *B. oxyodon* в тех же условиях. При позднеосеннем посеве *B. squarrosus* дает гораздо больший процент генеративных кустов, чем *B. oxyodon*. Последний сильнее реагировал на удобрение.

Заслуживает внимания то обстоятельство, что из испытанных видов наибольшую генеративность при позднеосеннем посеве имели виды, чаще других и дальше других встречаемые на севере как заносные (*Bromus tectorum*, *B. squarrosus*).

Отрастание после срезания наблюдалось на неудобренных и удобренных делянках с *Bromus squarrosus* и *B. oxyodon*. Приведенные выше величины среднего веса куста получены при срезании растений в конце периода вегетации (15.IX). Здесь же некоторые кусты были срезаны 31.VII и затем после отрастания 15.IX (т. е. одновременно с одноукосными растениями). Цифры воздушно-сухого веса в граммах приведены в табл. 4.

При повторном срезании (первый раз в конце июля, второй — в половине сентября) сена получилось больше, чем при срезании один раз в половине сентября. Первое срезание стимулировало отрастание настолько, что

ТАБЛИЦА 4

|                                                    | Средн. вес<br>куста при<br>одном укосе<br>15.VI | Средн. вес<br>куста при<br>первом укосе<br>31.VII | Средн. вес<br>куста при<br>втором укосе<br>15.IX | Сумма кг<br>двукратной<br>срезки? |
|----------------------------------------------------|-------------------------------------------------|---------------------------------------------------|--------------------------------------------------|-----------------------------------|
| <i>Bromus squarrosus</i><br>неудобренный . . . . . | 6.0                                             | 0.5                                               | 7.6                                              | 8.1                               |
| » . . . . .                                        | 6.1                                             | 1.0                                               | 7.0                                              | 8.1                               |
| удобренный . . . . .                               | 11.0                                            | 1.5                                               | 10.7                                             | 12.2                              |
| » . . . . .                                        | 10.2                                            | 2.9                                               | 11.6                                             | 14.7                              |
| <i>Bromus oxyodon</i><br>неудобренный . . . . .    | 2.3                                             | —                                                 | —                                                | —                                 |
| » . . . . .                                        | 4.0                                             | 0.9                                               | 5.7                                              | 6.6                               |
| удобренный . . . . .                               | 8.7                                             | 3.4                                               | 12.5                                             | 15.9                              |
| » . . . . .                                        | 11.5                                            | 3.4                                               | 10.2                                             | 13.6                              |

обрезанный куст к половине сентября накопил зеленой массы больше, чем к этому же времени куст не обрезанный. Это обстоятельство увеличивает наистбынную ценность исследованных растений.

Влияние густоты носева на развитие *Bromus oxyodon* изучалось на делянках  $120 \times 220$  см. Исследовано влияние трех вариантов густоты посадки и площадей питания:  $5 \times 5$  см,  $10 \times 10$  см и  $30 \times 30$  см. Посев 17.V 1939 г. Результаты (табл. 5):

ТАБЛИЦА 5

|                                                                                          | $30 \times 30$ см            | $10 \times 10$ см            | $5 \times 5$ см              |
|------------------------------------------------------------------------------------------|------------------------------|------------------------------|------------------------------|
| Процент гибели . . . . .                                                                 | 12.5                         | 5                            | 16                           |
| Число оставшихся экземпляров . .                                                         | 35                           | 251                          | 907                          |
| Учтено . . . . .                                                                         | 35                           | 20                           | 50                           |
| Количество вегетативных побегов<br>в одном кусте (амплитуда, мода,<br>среднее) . . . . . | (5—) 10—30 (50),<br>ср. 24   | (2—) 7 (—18),<br>ср. 10      | (2—) 4—5 (—13)<br>ср. 5      |
| Число кустов без вегетативных по-<br>бегов (сплошное стебление) . . .                    | 0                            | 2 (4%)                       | 6 (12%)                      |
| Длина вегетативных побегов . . .                                                         | (11—) 18—22 (—27),<br>ср. 19 | (13—) 20—25 (—35),<br>ср. 23 | (25—) 31—33 (—45),<br>ср. 33 |
| Число кустов с генеративными по-<br>бегами . . . . .                                     | 3 (9%)                       | 5 (10%)                      | 9 (18%)                      |
| Возд.-сух. вес одного куста . . . .                                                      | 3.3 г                        | 2.2 г                        | 1 г                          |
| Возд.-сух. вес массы с $1 \text{ м}^2$ . . . .                                           | 36.3—52.8 г                  | 220 г                        | 400 г                        |

Сгущение растений (уменьшение площади питания и усиление влияния растений друг на друга, усиление конкуренции) увеличило процент смертности, уменьшило амплитуду изменчивости числа побегов в кусте, уменьшило кустистость, увеличило число кустов, выколосившихся полностью (без вегетативных побегов) или частично. Длина вегетативных побегов при сгущении заметно увеличилась. Средний вес одного куста с сгущением уменьшился. Все эти изменения таковы, каковых и следовало ожидать при увеличении конкуренции. Заметный эффект произвело уже уменьшение площади питания с  $900 \text{ см}^2$  до  $100 \text{ см}^2$  и тем более — до  $25 \text{ см}^2$ .

Несмотря на резкое уменьшение веса среднего куста при сгущении, общая масса с единицы площади (с  $1 \text{ м}^2$ ) получилась, конечно, значительно больше при сгущении, так как очень сильно увеличивается общее число кустов.

Конкурентные отношения между *Bromus oxyodon* и *B. squarrosus* исследовались при тех же трех вариантах сближения ( $5 \times 5$  см,  $10 \times 10$  см и  $30 \times 30$  см). Предполагалось выяснить, имеет ли один из конкурентов какие-либо

преимущества перед другим, дающие ему перевес в конкуренции за место и пищу. Результаты опыта сведены в табл. 6, где приведены средние показатели, характеризующие тот и другой вид в смешанных посадках в трех вариантах густоты.

ТАБЛИЦА 6

|                                                                        | 30 × 30 см               |                   | 10 × 10 см               |                   | 5 × 5 см                 |                   |
|------------------------------------------------------------------------|--------------------------|-------------------|--------------------------|-------------------|--------------------------|-------------------|
|                                                                        | <i>Bromus squarrosus</i> | <i>B. oxyodon</i> | <i>Bromus squarrosus</i> | <i>B. oxyodon</i> | <i>Bromus squarrosus</i> | <i>B. oxyodon</i> |
| Процент гвбеж . . . . .                                                | 5                        | 0                 | 5.5                      | 5.5               | 5.5                      | 8                 |
| Количество вегетативных побегов в одном кусте . . . . .                | 50.6                     | 31                | 16.5                     | 8                 | 9                        | 4                 |
| Процент кустов без вегетативных побегов (сплошное колошение) . . . . . | 10.5                     | 15                | 8                        | 4                 | 8                        | 12                |
| Длина вегетативных побегов . . . . .                                   | 28                       | 22                | 36                       | 37                | 30                       | 40                |
| Процент генеративных кустов . . . . .                                  | 84                       | 20                | 100                      | 16                | 88                       | 20                |
| Вес 1 куста в г . . . . .                                              | 14.7                     | 4.7               | 7.3                      | 2                 | 3.1                      | 0.6               |

В смешанном среднегустом (10×10) и густом (5×5) посевах *Bromus squarrosus* кустился значительно сильнее, чем *B. oxyodon*, что и может ставить первый из них в выигрышное положение. *Bromus oxyodon* в условиях нашего опыта явно уступал более мощному *Br. squarrosus* и в весе одного куста и в генеративности, а также, надо полагать, и в количестве производимых семян.

Интересно сравнить реакции *Bromus oxyodon* на сгущение в чистом посеве и в смеси с *Br. squarrosus* (табл. 7).

ТАБЛИЦА 7

|                                                                      | 30 × 30 см                         |                                    | 10 × 10 см                         |                                        | 5 × 5 см                              |                                       |
|----------------------------------------------------------------------|------------------------------------|------------------------------------|------------------------------------|----------------------------------------|---------------------------------------|---------------------------------------|
|                                                                      | Чистый посев                       | Смесь                              | Чистый посев                       | Смесь                                  | Чистый посев                          | Смесь                                 |
| Процент погибших . . . . .                                           | 12.5                               | 0                                  | 5                                  | 5.5                                    | 16                                    | 8                                     |
| Количество вегетативных побегов в одном кусте . . . . .              | (5—) 20—<br>30 (—50),<br>ср. 24    | (3—) 29—<br>42 (—59),<br>ср. 31    | (2—) 7<br>(—18),<br>ср. 10         | (1—) 6—8<br>(29—)<br>(10—18),<br>ср. 8 | (2—) 4—<br>(25—)<br>5 (—13),<br>ср. 5 | (1—) 3—<br>(30—)<br>6 (—10),<br>ср. 4 |
| Число кустов без вегетативных побегов (сплошное колошение) . . . . . | 0                                  | 3 (15%)                            | 2 (4%)                             | 1 (4%)                                 | 6 (12%)                               | 3 (12%)                               |
| Длина вегетативных побегов . . . . .                                 | (11—)<br>18—22<br>(—27),<br>ср. 19 | (13—)<br>20—30<br>(—39),<br>ср. 22 | (13—)<br>20—25<br>(—35),<br>ср. 23 | (29—)<br>35—40<br>(—50),<br>ср. 37     | (25—)<br>31—33<br>(—45),<br>ср. 33    | (30—)<br>35—40<br>(—57),<br>ср. 40    |
| Число генеративных кустов . . . . .                                  | 3 (9%)                             | 4 (20%)                            | 5 (10%)                            | 4 (16%)                                | 9 (18%)                               | 5 (20%)                               |
| Средний возд.-сух. вес 1 куста в г . . . . .                         | 3.3                                | 4.7                                | 2.2                                | 2                                      | 1                                     | 0.6                                   |

Из табл. 7 видим, что сравнительно с чистым посевом в смешанном посеве с *Bromus squarrosus*, под влиянием последнего, у *Bromus oxyodon* замечено:

- 1) уменьшение процента смертности;
- 2) увеличение кустистости в редких посевах (30×30 см);
- 3) появление сполна генеративных кустов в редких посевах и здесь же увеличение числа частично генеративных кустов;
- 4) несомненное удлинение вегетативных побегов даже в редком посеве и тем более в густом (подгой в результате затемнения более мощным *Br. squarrosus*);
- 5) увеличение среднего веса куста в редких посевах (в связи с увеличением кустистости) и уменьшение его в наиболее густых посевах.

Темпы развития *Bromus oxyodon* в чистых посевах и в смеси с *B. squarrosus* при густотах  $5 \times 5$  и  $10 \times 10$  были одинаковы. При посеве 17.V всходы появились 22.V. От всходов до начала кушения (16.VI) понадобилось 25 дней, до частичного выхода в трубку (25.VI) — 45 дней. Начало цветения отмечено 3—5.VII. Совершенно тем же темпом развивался *B. oxyodon* и в редком чистом посеве ( $30 \times 30$ ). Но в смешанном редком посеве цветение отмечено только 27.VII, т. е. оно заметно запоздало.

Определение валового сбора массы (сена) с  $1 \text{ м}^2$  чистого посева *Bromus oxyodon* и массы этого же вида из смеси с *B. squarrosus* показало, что последний, угнетая *B. oxyodon*, сильно уменьшает его общую продукцию.

### ВЫВОДЫ

1. Климат окрестностей Ленинграда не является препятствием к распространению пустынных злаков-эфемеров. Они развиваются здесь не хуже, а часто и значительно лучше, чем в сухих и жарких климатах.

2. Хорошее развитие их в северном климате подтверждает их мезофильность и нетребовательность к теплу.

3. Ритм эфемеров, свойственный им в сухом и жарком климате, не является наследственно закрепленным и легко изменяется под влиянием измененной среды.

4. В зависимости от сроков посева и прорастания, т. е. при наличии или отсутствии естественной яровизации, пустынные озимые однолетние злаки развиваются то как озимые, то как яровые растения. Искусственная яровизация превращает их в яровые растения. Превращения яровых однолетних в озимые не наблюдались.

5. При посеве осенью и ранней весной пустынные озимые эфемеры у нас развиваются так же, как и в сухом и жарком климате: почти не кустанся, быстро переходят в генеративную фазу, дают ничтожную надземную и подземную массу. При поздневесеннем посеве кушение гораздо более интенсивное, с переходом только части вегетативных побегов в кусте в генеративную фазу. При июньском и июльском посевах кушение необычайно обильное и продолжительное, получают мощные кусты вегетативных побегов, с мощной корневой системой. Кусты эти зимуют и в следующем году переходят в генеративную фазу. Иногда озимые эфемеры превращаются в двухлетние растения и не исключена возможность их превращения в многолетние. Это возможно в том случае, если юные почки и побеги в узлах кушения появляются в теплое время года и не подвергаются яровизации до осени и следующей весны.

6. Исследованные пустынные злаки-эффемеры, особенно костры (*Bromus squarrosus*, *B. oxyodon*, *B. tectorum* и др.), могут быть использованы в климатических и почвенных условиях лесной зоны для быстрого получения краткосрочных посевных пастбищ высокой производительности.

7. Для получения возможно большей кормовой массы при культуре их необходимо:

а) использовать непременно озимые или потенциально озимые виды (например названные костры), а не яровые;

б) высевать их не раньше начала июня и не позже половины или конца августа;

в) при посеве в первой половине июня стравливание или срезание производить дважды: в конце июля и в первой половине сентября.

8. Пастбищные культуры этих растений надо попробовать применить при организации:

а) зеленого пара, стравливаемого дважды и затем запахиваемого под зябь;

б) послеуборочного пара, стравливаемого и запахиваемого под зябь;

в) пастбищ в районах водохранилищ с переменным уровнем воды, особенно в зонах периодического временного затопления, где освобождение почвы на очень короткий срок исключает культуру других растений;

г) орошаемых скороспелых пастбищ в степных и пустынных районах.

9. При пастбищной культуре этих растений необходимо не доводить их до обсеменения, ввиду их способности засорять другие культуры. Размножение же семенного материала для целей культуры легко достигается осенним посевом или же оставлением на второй год вегетативных кустов летнего посева. В степных и пустынных районах возможен массовый сбор семян из естественных зарослей.

10. При летнем посеве и достаточной влажности почвы исследованные растения быстро развивают очень мощную мочковатую корневую систему. Они могут быть, поэтому, пригодны во всех тех случаях, когда требуется быстрое задержание почвы.

Петергофский биологический институт  
Ленинградского государственного  
университета

A. P. CHENNIKOV et A. F. JOFFE

## Contributions à la connaissance de la biologie des graminées éphémères du désert

### Résumé

1. Le climat des environs de Leningrad n'entrave pas la propagation des graminées éphémères du désert. Leur développement dans cette région, loin d'être inférieur à celui des climats secs et chauds, le surpasse souvent.

2. Le développement de ces graminées dans un climat septentrional confirme leur caractère mésophylique et peu exigeant en ce qui concerne la chaleur.

3. Le rythme des éphémères qui leur est propre dans les climats secs et chauds n'est pas fixé de façon héréditaire et peut changer facilement sous l'influence d'un milieu variant.

4. Le développement des graminées annuelles d'automne peut avoir lieu soit comme plantes d'automne, soit comme plantes de printemps. Ceci dépend des termes des semailles et de la germination qui déterminent la possibilité d'une vernalisation naturelle. Cette vernalisation transforme les graminées en plantes de printemps. On n'a pas observé de transformation des annuels de printemps en plantes d'automne.

5. Semés en automne, les éphémères du désert d'automne se développent chez nous de la même façon que sous les climats chauds et secs: ils ne forment pas de buissons, passent rapidement à la phase générative et leur masse souterraine et au-dessus du sol reste insignifiante. Si les semailles ont lieu à la fin du printemps la formation de buissons est beaucoup plus intensive, tandis qu'une partie seulement des talles végétatifs du buisson passe à la phase générative. En semant au mois de juin ou en juillet on obtient une formation de buissons extrêmement puissants. Ces buissons de rejets végétatifs, munis d'un fort système de racines, hivernent et ne passent à la phase générative que l'année suivante. Quelquefois les éphémères d'automne se transforment en plantes bisannuelles et la possibilité de leur transformation en plantes vivaces n'est pas exclue. Ceci peut avoir lieu dans le cas où les nouveaux boutons et rejets apparaissent dans les noeuds de formation de buissons pendant la saison chaude sans subir la vernalisation jusqu'à l'automne où jusqu'au printemps suivant.

6. Les graminées éphémères du désert qui ont été l'objet de notre étude et surtout les espèces *Bromus squarrosus*, *B. oxyodon*, *B. tectorum* etc. peuvent être utilisées sous les conditions climatiques et sur le sol de la région forestière pour obtenir rapidement des pâturages semés de courte durée et d'une haute productivité.

## Д. Н. БЕКЕТОВСКИЙ

К характеристике гетерогенной формы  
*Robinia Pseudacacia* L. var. *monophylla* Kirchn.

(Получено 12. VIII 1943)

Коржинский подробнее, чем на других гетерогенных формах, рассматриваемых и упоминаемых в его работе «Гетерогенезис и эволюция» [4], останавливается на однолистной акации *Robinia Pseudacacia* L. var. *monophylla* Kirchn.

Как известно, основным, что, по мнению Коржинского, характеризует гетерогенные формы, является их меньшая жизнеспособность в силу пониженной плодovitости, в силу расшатанности их половой системы. То же самое он усматривает и у однолистной акации.

Описав некоторые морфологические признаки, которыми эта акация отличается от типа, Коржинский отмечает, что цветки ее редко бывают нормальной формы, чаще всего они подвергаются различным изменениям. Так, очень часто встречаются тычинки — или уродливые или превращенные в лепестковидный придаток. Коржинский указывает, что пока еще остается неясным, насколько наблюдавшиеся им аномальные изменения в морфологии цветка влияют на плодovitость однолистной акации. Однако, отмечая такие факты, как указание Брио (Briot [40]) на то, что эта форма акации приносит очень редко плоды вследствие начала махровости ее цветков, и факт позднего, на 10-й год, плодоношения ее в Париже в Jardin du Muséum (раньше она цвела несколько раз, но плодов не давала) [9], Коржинский тем самым подчеркивает у данной гетерогенной формы ослабленную жизнеспособность, которая, впрочем, может выразиться не только в пониженном плодоношении, но и в целом ряде других биологических свойств и особенностей, различных у каждой отдельной гетерогенной вариации. Так, например, Мошков [7] отмечает повышенную зябкость монофильной акации по сравнению с типовой формой, что, конечно, говорит о ее меньшей устойчивости в борьбе за существование, а следовательно и о меньшей жизнеспособности.

Описание Коржинского однолистной акации интересно еще и в том отношении, что он касается ее наследственного состава, отмечая данные по этому вопросу, имеющиеся в литературе.

Определенная степень эффективности воспроизведения растения из семян, очевидно, точно также характерна для гетерогенных форм, так как, по Коржинскому, гетерогенные вариации или совсем не дают семян или дают семена слабые и в небольшом количестве. Несомненно, что такие семена, если и всходят, то имеют весьма ограниченный процент всхожести.

Этот факт точно также говорит о пониженной жизнеспособности гетерогенных форм.

Еще в 1925 г. автору представилась возможность сделать посевы однолистной акации. Семена гетерогенных форм акации — *Robinia Pseudacacia* L. var. *monophylla* Kirchn., *R. P. v. pyramidalis* Pers. и *R. P. v. Decaisneana* Carr. были собраны в январе 1925 г. в Симферополе, застратифицированы и во влажном песке привезены в Краснодар, где весной того же года были высеваны на опытном участке при кафедре общего садоводства

Кубанского с.-х. института. Для указанного посева семена монофильной акации были собраны частью на дереве, частью под деревом. Маточное дерево, примерно 12—14-летнего возраста, было достаточно обильно покрыто плодами. Бобы имели от 2.0 до 6.5 см длины и 1—1.5 см ширины. В каждом плоде от 1 до 11 семян. В некоторых плодах семена оказались незрелыми. Бобы большей частью среднего или малого размера, со своеобразным перехватом в середине, по форме напоминали цифру восемь, буро-желтой окраски, со светложелтой линией по краям, в два раза более широкой в местах прикрепления семян. Боб легко растрескивался, во семена в большинстве случаев оставались прочно прикрепленными к одной из половинок боба. На землю осыпались немногие бобы, а остальные, так же как у акации типовой формы, прочно держались на дереве до весны. Семена темно-бурого цвета, с расплывчатыми темными крапинками. Размер семян 0.2 см × 0.4 см.

Если учесть, что у типовой формы белой акации плоды развиты более совершенно, содержат большее количество семян (иногда до 20), а количество полноценных по внешнему виду семян значительнее, то можно сказать, что однолистная акация по этим признакам проявляет себя как менее жизнеспособная форма.

По данным Мошкова [7], семена типовой формы белой акации имеют низкий процент всхожести. В его посевах средний процент всхожести для 20 образцов оказался равным 12.7. В наших посевах при высеве семян всех трех акаций примерно в одинаковом количестве однолистная акация имела максимальную всхожесть. В мае было отмечено 123 всхода однолистной акации, 45 — пирамидальной и 8 — розовой (*R. P. v. Decaisneana*). К сожалению, точного учета высеянных семян не было произведено. Примерно же всхожесть однолистной акации не превышала 3—5%. Приведенные цифры количества всходов показывают, как сравнительно снижалась всхожесть пирамидальной и розовой акаций.

Полученные показатели вполне отвечают другим нашим наблюдениям. Так, выше уже указывалось, что у однолистной акации в некоторых плодах семена были незрелыми; они были менее полны, меньшего размера, менее интенсивной окраски. Несомненно, уже одни эти морфологически неполноценные семена должны были значительно снизить процент всхожести. У розовой же акации было вообще пониженное плодородие, как мы это наблюдали и позднее в Краснодаре [8]. На такое же плодородие этой акации указывает и Коржинский [4]. По нашим наблюдениям, плоды были редки, малочисленны (обычно 1—2 в соцветии) и недостаточно хорошо развиты. Было много плодов односемянных и двусемянных. Во всех плодах были следы неразвившихся семян, иногда число таких семян достигало 70%. Можно было предполагать, что и те семена, которые развились, были далеко не совершенны, а с этим, очевидно, связана и та малая всхожесть, которую мы наблюдали у розовой акации.

Известно, что первые два-три листа всходов типовой формы белой акации по построению весьма напоминают листья монофильной формы; усложнение листовой пластинки идет постепенно, а поэтому окончательный подсчет количества экземпляров однолистной акации был произведен нами после второй вегетации в октябре 1926 г. В течение первого года значительное количество семян выпало. При подсчете было обнаружено 45 экземпляров однолистной акации, причем только 24 экземпляра из них были типично однолистные сеянцы. Остальные 21 экземпляр по построению листа занимал переходное положение между однолистной акацией и типовой формой. Все прочие сохранившиеся сеянцы монофильной акации, сверх отмеченных 45, вернулись к типу.

Коржинский также указывает, что при посеве семян однолистной акации у французских садоводов [9] лишь часть сеянцев повторила признаки материнского растения, остальные сеянцы полностью воспроизвели типовую форму. В следующих посевах сеянцев с признаками материнского растения

было более половины [11]. По опытным же данным Бейснера (Beissner [6]), эта разновидность хорошо воспроизводится семенами, и лишь иногда наблюдаются формы, переходные к типу.

В культуре, как известно, встречаются экземпляры с листьями то простыми, то тройными или пятерными. Повидимому этот факт дал повод Верло (Verlot [12]) называть однолистную акацию непостоянной разновидностью. По мнению Коржинского, такие экземпляры происходят из семян *R. var. monophylla*, среди которых встречаются и формы переходные к типу.

Как показали нижеприводимые опыты (см. таблицу), типовая форма белой акации и ее однолистная форма являются перекрестно опыляющимися растениями. Отсюда вполне понятны факты появления при посевах однолистной акации семян типовой формы. Но у белой акации возможно и самоопыление. На основании полученных данных по самоопылению заранее можно было предположить, что чем изолированнее росла однолистная форма, тем меньше среди ее всходов должно быть семян типовой формы. В этом случае большая часть завязей получается, несомненно, за счет самоопыления, что, как показали наши опыты, вполне возможно. Случаев самоопыления, очевидно, тем больше, чем ограниченнее избирательные возможности рыльца; другими словами — чем меньше шансов на занесение пыльцы типовой формы. Поэтому, если материнское дерево однолистной акации растет в окружении деревьев типовой формы, рассчитывать на получение среди его семян большого процента однолистных акаций не приходится.

Материнские растения гетерогенных акаций, с которых мы собирали семена, как раз и росли в таком окружении. В то же время известно, что единичные вполне изолированные от других акаций экземпляры, встречающиеся, например, в северных районах, становятся удельными самоопылителями и плодоносят в результате опыления своей собственной пылью.

Без сомнения, более жизнеспособными будут также те формы, которые обеспечивают воспроизведение наиболее многочисленного потомства, что, очевидно, будет связано с получением большего количества плодов и семян. В этом отношении количество цветков в соцветии, его построение и размеры дают некоторое представление относительно будущих урожаев и успешности воспроизведения данного вида. Коржинский указывает, что монофильная акация в соцветии имеет цветков меньше, чем типовая форма.

По Мошкову, соцветие типовой формы имеет от 13 до 38 цветков. По нашим подсчетам, одно дерево этой формы в среднем имело 20.1 цветка в соцветии, другое — 29.4. Соцветие четырех семян монофильной акации в среднем имело: 13.6, 17.1, 25.7, 27.1 цветка. Два сеянца переходного типа соответственно имели 22.2 и 33.4 цветка.

Как видим, лишь половина подсчитанных семян однолистной акации в соцветии имела уменьшенное количество цветков, вторая половина по числу цветков в соцветии фактически не отличалась от типовой формы, а переходная форма по одному сеянцу даже превосходила ее. Таким образом, по эффективности цветения далеко не все экземпляры гетерогенной акации уступали растениям типовой формы.

Интересно отметить некоторые факты, положительно характеризующие монофильную акацию в отношении ее жизнеспособности, приводимые в работе Кобранова [3]. По Коржинскому [4], у некоторых гетерогенных форм половая система настолько расшатана, что они или «вовсе не достигают цветения, как, например, *Brussonetia papyrifera* Willd. v. *dissecta*, или цветут чрезвычайно редко и скудно, как, например, *Robinia Pseudacacia* L. var. *umbraclifera*». Этого нельзя отнести к монофильной акации. По наблюдениям Кобранова, в 1912 г. в Велико-Анадольском лесничестве эта форма цвела не только весной, но и осенью и дважды дала плоды и всхожие семена. Типовая же форма, находившаяся в тех же условиях, осенью не цвела. По наблюдению того же автора, сеянцы монофильной акации

полученные из семян в результате самоопыления этой формы, имели несколько большую степень развития... и несколько больший рост» (экземпляры типично-однолистной формы). Оба факта характеризуют монофильную акацию как достаточно успешного и жизнеспособного самоопылителя, если нет возможностей к перекрестному опылению. Высокую степень использования этой акацией самоопыления показывают те урожаи плодов, которые были собраны Кобрановым: августовский сбор дал 204.8 г семян, бобы осеннего урожая дали 153.6 г чистых семян. Как видим, снижение урожая на столь резкое, как можно было ожидать при самоопылении. Следует отметить и то, что семена второго урожая имели большую всхожесть (51.9%), чем семена первого урожая (22.8%).

Для сравнительного изучения типовой и гетерогенной форм 18—20 мая 1929 г. был поставлен опыт на гейтеногамию, т. е. естественное, без вмешательства экспериментатора, самоопыление в пределах одного растения, вернее отдельной, помещенной в марлевый изолятор ветви, когда пыльцой, падающей с выше расположенных цветков опытного экземпляра, могли опыляться цветки того же экземпляра, расположенные ниже. Кроме того, был поставлен опыт на перекрестное опыление в пределах одиотипных растений, когда пыльцой других одиотипных растений опылялся опытный экземпляр. При учете опытных давших 23 июля того же года были получены следующие результаты (см. таблицу).

| Название опыта                    | Однолистная акация |              |      | Переходная форма |              |      | Типовая форма |              |     |
|-----------------------------------|--------------------|--------------|------|------------------|--------------|------|---------------|--------------|-----|
|                                   | число цветков      | число плодов | %    | число цветков    | число плодов | %    | число цветков | число плодов | %   |
| Самоопыление (гейтеногамия) . . . | 317                | 6            | 1.9  | 252              | 7            | 2.7  | 130           | 0            | 0   |
| Соопыление . . .                  | 179                | 2            | 1.1  | 185              | 4            | 2.1  | 275           | 10           | 3.6 |
| Контроль . .                      | 341                | 80           | 23.4 | 292              | 38           | 13.0 | 311           | 30           | 6.4 |

Как показывают цифры, способность к самоопылению была отмечена только у гетерогенной и переходной форм и притом в весьма ограниченном размере. У типовой формы самоопыления не наблюдалось, хотя, как отмечалось выше, оно и возможно. По способности давать плоды в результате перекрестного опыления в пределах одиотипных растений, когда избирательная способность рыльца получает некоторые шансы на удовлетворение, на первом месте оказалась типовая форма (3.6%) и на последнем — монофильная акация (1.1%). Наибольший показатель в контроле, или фактически коэффициент полезной завязи, дала однолистная акация (23.4%); затем идет ее переходная форма (13.0%) и, наконец, типовая форма (6.4%).

На основании приведенных цифр можно сказать, что по коэффициенту полезной завязи и способности к самоопылению однолистная акация и ее переходная форма были выше типовой формы, что позволяет сделать вывод о проявлении у них в данном опыте важного показателя большей жизнеспособности.

В наших опытах, проведенных с белой акацией в предыдущем году [1], коэффициент полезной завязи у белой акации был получен значительно больший (20.0%), но все же только что приведенный коэффициент полезной завязи однолистной акации (23.4%) был выше. Таким образом, и это сравнение говорит в пользу однолистной акации.

Интересны данные, полученные при проращивании пыльцы как типовой формы, так равным образом монофильной акации и формы переходной к типовой. Посевы пыльцы производились почти одновременно (24.V) с постановкой опытов на самоопыление, в условиях комнатной температуры (18°С), под стеклянными колпаками, выложенными внутри белой

фильтровальной бумагой, смоченной дистиллированной водой. Прораставание шло на агар-агаре с прибавлением 5% раствора сахарозы.

Были получены такие результаты (среднеарифметические из нескольких подсчетов развившихся пыльцевых трубок от общего количества пылевых зерен, наблюдавшихся в поле зрения под микроскопом): однолистная акация — 56.2%, переходная форма — 52.8%, типовая форма — 51.9%.

Пыльцевые трубочки у всех акаций были прямые, толстые и в то же время короткие. Последнее, очевидно, зависело от среды, главным образом от агар-агара, так как на одних сахарах без прибавления агар-агара акация обычно развивает очень длинные пыльцевые трубочки и в еще большем количестве, что мы неоднократно наблюдали как в предыдущем году, так и в последующие годы. Сильное развитие пылевых трубок у монофильной акации отмечает и Коржинский [4].

Если полученные показатели прорастания пыльцы различных форм сравнить между собой, то мы снова видим, что на первом месте по эффективности прорастания пыльцы стоит однолистная акация (56.2%), затем форма, переходная к типовой (52.8%), и, наконец, типовая форма (51.9%). Несомненно, что жизнеспособность пыльцы будет играть очень большую роль в жизнеспособности вообще той или иной растительной формы и в частности гетерогенной вариации. Полученные данные также говорят о преимуществе монофильной акации над типовой формой.

Итак, исходя из положений Коржинского, следовало бы сказать, что монофильная акация, как гетерогенная форма, должна отличаться пониженной жизнеспособностью не только в отношении плодоношения, но и по целому ряду других свойств и особенностей данной вариации. Фактически же, рассмотрев приведенные данные, мы можем подвести такие итоги:

1. Монофильная акация дает мелкие или среднего размера плоды, образующие по сравнению с типовой формой меньшее количество семян из которых некоторые не до конца вызревают.

2. Мелкие плоды монофильной акации уродливо-неправильной формы, с очень малым количеством семян (1—2). Полноценных по внешнему виду семян типовая форма имеет значительно больше.

3. Большой процент всхожести из трех гетерогенных форм имела монофильная акация. Однако этот процент был ниже среднего процента всхожести для типовой формы белой акации.

4. По количеству цветков в соцветии монофильная акация лишь в половине учетных сеянцев уступала типовой форме, во второй половине в среднем равнялась ей. Форма же, переходная от монофильной к типовой, по числу цветков в соцветии даже превосходила последнюю.

5. Опыт на гейтеногамии дал отрицательный результат у типовой формы и очень небольшой процент завязей у однолистной акации и формы, переходной к типу (1.9% и 2.7%). Таким образом, большую устойчивость в сохранении вида в данном случае показала гетерогенная форма.

6. Коэффициент полезной завязи у монофильной акации (23.4%) был больше, нежели у типовой формы (6.4%). Переходная форма занимала промежуточное положение (13.0%).

7. В опыте на прорастание пыльцы на первом месте стояла однолистная акация (56.2%), затем переходная форма (52.8%) и, наконец, типовая форма (51.9%).

Подведенные итоги дают возможность сделать такой вывод. Общее положение Коржинского о малой жизнеспособности гетерогенных вариаций, как показали наши многолетние исследования с многочисленными гетерогенными формами, не только нельзя в одинаковой мере прилагать ко всем этим формам, но во многих случаях по отдельным признакам приходится говорить о проявлении большей жизнеспособности у гетерогенных форм.

Хорошей иллюстрацией к этому положению могут быть некоторые из гетерогенных форм белой акации. Так *R. P. var. umbraculifera* D. C. отли-

чается засухоустойчивостью: по Воло (Vaulot [13]), в засушливое лето 1911 г. она сохранила свою листву; *R. P. var. inermis* Rehder отличается морозоустойчивостью [8], по Гомилевскому [2]. *R. P. var. spectabilis* Courset имеет превосходный рост и т. д.

Проявление большей жизнеспособности в отношении некоторых признаков мы видим и у монофильной акации. Плодов и вызревших семян она дает меньше, чем типовая форма. Процент всхожести ее семян ниже, чем у типовой формы. Все это показатели пониженной жизнеспособности. Но число цветков в соцветии у многих сеянцев монофильной акации не уступает типовой форме, что у обеих форм может обеспечить в общем одинаковый урожай. При самоопылении монофильная акация дала завязывание плодов, в то время как типовая форма плодов не имела. Коэффициент полезной завязи был значительно выше у гетерогенной формы. Равным образом, прорастание пыльцы шло успешнее у однолистной акации и слабее у типовой формы.

Все эти факты указывают или на одинаковую жизнеспособность гетерогенной и типовой форм (например по числу цветков в соцветии) или же на превосходство гетерогенной формы над типовой (во всех остальных отмеченных моментах). Несомненно, все перечисленное еще не дает возможности говорить о полном превосходстве гетерогенной формы над типовой, так как это превосходство касается лишь отдельных биологических моментов, но мы можем сказать, что процесс восстановления полной жизнеспособности, о котором говорит Коржинский, при имеющихся показателях, очевидно, протекает вполне успешно.

Еще более ценным и интересным объектом может оказаться каждая гетерогенная форма, особенно в первый период ее возникновения, если мы подойдем к ней не как пассивные наблюдатели, а как селекционеры, желающие добиться изменения растения в желательную сторону. Гетерогенные формы, внезапно возникшие, имеют не только расщепленную половую систему, но и «расщепанную наследственность», по выражению Мичурина и Вильморена. Такая наследственность, как указывает Т. Д. Лысенко, неконсервативна и неустойчива. «Из растения с такой шаткой наследственностью,— пишет Лысенко [5],—нетрудно сделать то, что нужно». Для этого селекционер должен стать на путь направленных изменений растительного организма. И. В. Мичурин дал нам замечательные методы действительного изменения природы, пользуясь которыми мы можем усилить и развить многие свойства растительного организма, до нашего вмешательства бывшие в зачаточном состоянии. Именно этими методами можно весьма повысить жизнеспособность недавно возникшей и еще не сложившейся по своему типу формы, усиливая различные признаки и в частности ее урожайность.

### Литература

- [1.] Бекетовский Д. Н., К биологической характеристике *Robinia neo-mexicana* Gray. *R. Pseudacacia* L и *R. P. var. Decaisneana* Carr., Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции, т. XXVII, № 3, стр. 571—572, 1931. — [2.] Гомилевский В. И., Основание лесоразведения в степях южной России. Акация (*Robinia Pseudacacia* L.), ее история, потребление и лесоразведение, стр. 83, Одесса, 1880. — [3.] Кобранов Н. П., К вопросу происхождения разновидности белой акации *v. monophylla* Kitchn., Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции, т. XX, вып. 1, стр. 444 и 448, 1929. — [4.] Коржинский С. И., Гетерогенезис и эволюция. Ч. I, Записки Акад. Наук, IX, 2, 1899. — [5.] Лысенко Т. Д., Новые достижения в управлении природой растений, стр. 41, Огиз, М., 1941. — [6.] Mitteilungs- der deutsch. dendrolog. Gesellschaft, 47S., 1895. — [7.] Мошков Б. С., Материалы к изучению белой акации (*Robinia Pseudacacia* L.), Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции, т. XXVII, № 3, стр. 506, 1931. — [8.] Пенчковский В. М., Деревья и кустарники как разводимые, так и дикорастущие в Европейской России, на Кавказе и в Сибири. Ч. V, стр. 44, Харсон, 1901. — [9.] Revue horticole, p. 364, 1866. — [10.] Revue horticole, p. 457, 1869. — [11.] Revue horticole, p. 564, 1871. — [12.] Revue horticole, p. 156, 1873. — [13.] Vaulot G. Le Robinier Faux-Acacia, p. 19, Paris, 1914.

D. N. BEKETOVSKY

A Contribution to the Character of the Heterogenous Form of *Robinia Pseudacacia* L. var. *monophylla* Kirchn.

## Summary

1. The monophyllous *Acacia* gives small or medium size fruits, forming as compared to typical form, a smaller number of seeds, of which some do not ripen at all.

2. The small fruits of the monophyllous *Acacia* are of ugly irregular shape and have very few seeds (1—2). The typical form has a considerably greater number of seeds of full value, than the monophyllous form.

3. The greatest percent of germination of 3 heterogenous forms — pyramidal, pink and one-leaved — had the monophyllous *Acacia*. Still this percent was lower than the average percent of germination for the typical form of the white *Acacia*.

4. With regard to the number of flowers in the inflorescence the monophyllous *Acacia* has given place to the typical form but in the half of the examined seedlings, and equalized it in average in the second half. As for the transitory form from the monophyllous to the typical the former exceeded even the latter with regard to the number of flowers in the inflorescence.

5. The experiment on the Geitenogamy has given a negative result with the typical form and a very small percent of setting both at the one-leaved *Acacia* and the transitory to the type form (1.9—2.7%). In this way the heterogenous form has displayed the greatest stability with regard to preservation of the species in this case.

6. The coefficient of useful ovary at the monophyllous *Acacia* (23.4%) was greater than with the typical form (6.4%). The transitory form occupied an intermediate place (13.0%).

7. In the experiment on the pollen germination the first place was occupied by the one-leaved *Acacia* (56.2%), then follows the transitory form (52.8%), and finally the typical form (51.9%).

### З. П. БОЧАНЦЕВА

## Материалы по биологии цветения и эмбриологии черного саксаула *Haloxylon ammodendron* Vge

(Получено 8.X. 1943)

Черный саксаул, *Haloxylon ammodendron* Vge играет большую роль в экономике пустынь Средней Азии. Изучением черного саксаула и сопутствующих ему растений песчаных пустынь занимались многие (В. М. Арциховский, М. П. Петров, В. К. Василевская, О. Н. Радкевич, В. Л. Леонтьев, А. П. Соколовская и другие). Но никто специально не занимался изучением фенологии саксаула, биологии его цветения и плодоношения. Предлагаемая работа имеет целью до некоторой степени восполнить этот пробел.

### МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Работа проводилась в 1940 г. в Ботаническом саду Среднеазиатского государственного университета, на втором песчаном участке, который был заложен осенью 1925 г. И. А. Радкевичей [7, 18] и в 1927 г. мною. Среди семян различных песчаных растений были высеяны семена черного и белого саксаула. С тех пор прошло 17 лет.

Многие растения на участке посева тогда времени вымерли и заменены новыми. Черный же саксаул за это время успел вырасти в громадные деревья до 9 м высоты и 90 см окружности ствола у корневой шейки (рис. 1). Двухлетние сеянцы черного саксаула в наших условиях достигают высоты до 2 м.

В. Л. Леонтьев [16] для саксаула Репетека указывает, что в 13—15 лет диаметр дерева у корневой шейки достигает 10 см. Таким образом, черный саксаул растет в наших условиях гораздо быстрее. Конечно, нужно принять во внимание разницу в климате и почве, так как семена для посева мы получили из Репетека.

В работе А. П. Соколовской [12] приводится следующая характеристика климата пустыни Кара-Кум: «Характерной особенностью пустыни Кара-Кум является чрезмерная сухость воздуха, резкие колебания температуры воздуха днем и ночью. Чрезвычайно низки цифры средней годовой суммы осадков — 93,9 мм. Максимум осадков падает на весенние месяцы: март — апрель, когда количество осадков в среднем 15 мм, и на осенние месяцы, октябрь — ноябрь, с количеством осадков в среднем 19 мм. Четыре летних месяца, июнь—сентябрь, являются совершенно бездождными периодом. Для этого же периода характерна малая облачность и большое количество ясных дней».

Для Ташкента, где находится Ботанический сад Среднеазиатского государственного университета, также характерны резкие колебания температуры в течение суток. Среднее годовое количество осадков 348,2 мм. Максимум осадков падает на зимний и весенний периоды. В летний период, иногда в течение 3—4 месяцев, не выпадает ни

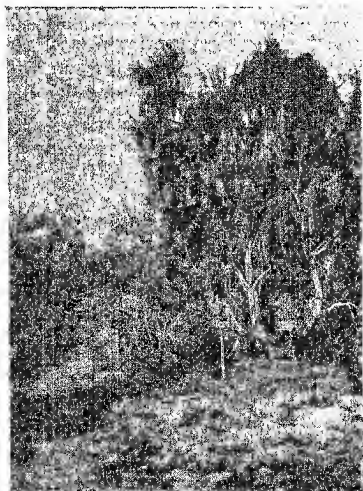


Рис. 1. *Haloxylon ammodendron*. Экземпляр посева 1925 г. (фото 1940 г.), растущий на песчаном участке Ботанического сада Среднеазиатского государственного университета в Ташкенте.

касть дождя. Таким образом, климат Ташкента значительно мягче, чем в Кара-Куме. Возможно, этим объясняется то, что саксаул на нашем участке в течение 15 лет достиг таких размеров, которых, по Лавитскому, в пустыне он достигает гораздо медленнее. Мы хотели бы указать, что при учете скорости роста нужно знать формы саксаула, так как и в наших условиях есть формы саксаула, растущие быстро и медленно.

Среди посевов черного саксаула у нас имеются 2 формы: 1) позднелетущая и 2) раннелетущая. Раннелетущие формы дают более толстые деревья, чем позднелетущие. Внутри этих двух фенологических форм можно выделить еще некие систематические единицы, отличающиеся друг от друга и по морфологическим признакам.

Мы вели наблюдения за такими формами. Пять из них оказались достойными углубленного изучения.

Фенологические наблюдения проводились в течение всего года; сбор эмбриологического материала производился с 1.III по 2.X; наблюдения над развитием почек велись начиная с 11.XI в течение всей зимы. Ранние формы развития бутонов фиксировались хромусульфидом смесью 10:4:1, поздние — Сапоу.

Результирующее деление изучалось при толщине срезов в 8 м. развитие зародышевого мешка — при толщине срезов в 20 м. Окраски срезов производилась железным гематоксилином по Гейденгайну. Рисунки сделаны при помощи рисовального аппарата Аббе.

### ФЕНОЛОГИЯ, БИОЛОГИЯ ЦВЕТЕНИЯ И ПЛОДОНОШЕНИЯ

Внутри двух основных фенологических форм — раннелетущей и позднелетущей — мы наметили еще деление по морфологическим признакам. Кроме времени цветения эти формы отличаются также сроками начала набухания завязей, сроками созревания семян, сроками окончания роста плодовых веточек, началом их опадения и отношением к легким осенним заморозкам (табл. 1).

ТАБЛИЦА 1

| ФОРМА САКСАУЛА      | Появление пальчиков из лютучек | Начало цветения, распускание пальчиков | Окончание цветения, опадение завязей | Остановка в росте ассимилирующих веточек, прекращение генеративных процессов | Опадение завязей, генеративных процессов | Начало набухания завязей | Начало развития лютучек | Начало подматывания лютучек | Опадение семян с куста | Отношение к заморозкам до 7°C (число обмерзаний молодых) | Вторичное цветение |
|---------------------|--------------------------------|----------------------------------------|--------------------------------------|------------------------------------------------------------------------------|------------------------------------------|--------------------------|-------------------------|-----------------------------|------------------------|----------------------------------------------------------|--------------------|
| Раннелетущая I . .  | 31. III                        | 6. IV                                  | 16. IV                               | 1. V III                                                                     | 14. X                                    | 23. VII                  | 9. IX                   | 12. X                       | 27. X                  | 18. 20                                                   | +                  |
| » II . .            | 31. III                        | 5. IV                                  | 16. IV                               | 10. VII                                                                      | —                                        | 16. VII                  | 7. IX                   | 7. X                        | 12. X                  | 12                                                       | —                  |
| Позднелетущая III . | 11. IV                         | 17. IV                                 | 22. IV                               | 5. X                                                                         | —                                        | 8. IX                    | 16. IX                  | 14. X                       | 2. IX                  | 10                                                       | +                  |
| » IV .              | 11. IV                         | 17. IV                                 | 22. IV                               | 20. VII                                                                      | —                                        | 1. IX                    | 19. IX                  | 19. XI                      | 2. XI                  | Нет                                                      | —                  |
| » V .               | —                              | —                                      | —                                    | —                                                                            | —                                        | —                        | —                       | 5. X                        | 27. X                  | Нет                                                      | —                  |

Из приведенной табл. 1 следует, что у черного саксаула в условиях Ташкента от конца цветения до видимого невооруженным глазом начала набухания завязей в среднем протекает 130 дней, до начала развития лютучек — 147 дней. Таким образом, у черного саксаула между цветением и плодоношением в развитии генеративных органов имеется своеобразная стадия покоя. Об этом писал М. П. Петров [2].

На песчаном участке Ботанического сада САГУ культивируются следующие обитающие в песчаной пустыне Кара-Кумов виды: *Salsola Richteri*, *Salsola subaphylla*, род *Haloxylon persicum*, растет *Haloxylon ammodendron*.

*Salsola Richteri* и *Salsola subaphylla* весной, трогаясь в рост, развивают листья, дают большой прирост ветвей и только 3 мая у них на молодых растущих ветках, в пазухах листьев появляются еще заметные бутоны. Нужно сказать, что в наших условиях вышеуказанные соланки зацветают в первых числах июня и достигают свое цветение: *Salsola subaphylla* с 1.VI до 2.XI, *Salsola Richteri* с 1.VI до 1.IX.

Попутно с цветением у них идет набухание завязей. У *Salsola Richteri* наблюдается некоторая задержка в развитии лютучек на семенах, которые начинают формироваться лишь после полного окончания цветения, т. е. 9.IX; у *Salsola subaphylla* и этого нет, развитие лютучек начинается с 17.VIII, а цветение в это время еще продолжается. Нужно только заметить, что у *Salsola subaphylla* в наших условиях завязи первых сроков цветения лютучек не развивают и обычно бывают пустыми. В естественных условиях в пустыне Кара-Кумов в районе станции Ревзек обе соланки цветут в начале лета (Петров [2, 3]) — в мае — июне. Затем у них наступает период покоя в плодоношении. С августа (Соколовский [14]) у *Salsola subaphylla* начинается период плодоношения. М. П. Петров [2, 3] отмечает фазу плодоношения для обеих соланок в условиях Кара-Кумов несколько позже — с конца сентября.

Попытаемся коротко нарисовать картину развития черного саксаула от момента распускания почек до конца вегетации. Почки у саксаула закладываются в конце лета, но до конца осени бывают скрыты — на однолетних зимующих побегах толстой зеленой корой

на старых они врываются в неровности коры. Когда же осенью ударит мороз и удалят с коры однолетних побегов воду, почки становятся ясно видны. У одних саксаулов они крупнее, у других мельче, но так или иначе на светлосером фоне коры однолетних зимующих побегов они ярко выделются своей зеленой окраской. С первых чисел марта почки трогаются в рост. В первую очередь трогаются в рост почки генеративных веточек, до конца марта развивавшиеся по 3—4 узла. Эти веточки несут в пазухах узлов по 2, очень редко по 3 супротивных цветка. Над ними возвышается почка ассимиляционной части веточки, состоящая из нескольких сильно сближенных членников. Цветение саксаула, протекающее с 6.IV по 22.IV, очень обильно. Малейшее прикосновение к кусту поднимает целое облако пыльцы.

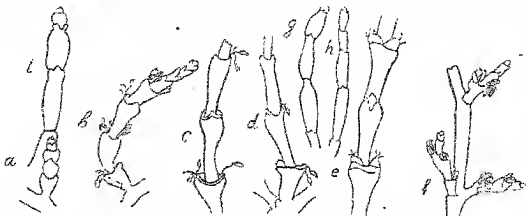


Рис. 2. Разветвление генеративных побегов у раннецветущей формы:

a) Трогавшаяся в рост почка генеративной веточки. 11.III. В пазухах бутонов нижнего узла протекает редукционное деление. b) Отцветавшая генеративная веточка. 15.IV. c) Нижняя часть генеративной веточки. 25.V. В ответственных цветках делящегося узла в семяпочках готовые зародышевые мешки. d) Состояние генеративной веточки на 15.VIII. Началось легкое набухание завязей. e) То же 3.IX. Видны завязи, выступающие из-под пазух стебля. f) Вторичное цветение. На зеленом весеннем побеге развиваются генеративные веточки. Они гораздо мельче генеративных веточек весеннего цветения. g) Последние членники ассимиляционной части генеративной веточки (15.VIII). Их окончание в росте становится шарообразным h) 15.VIII. Последние членники побега возобновления, продолжающие свой рост.

В Кара-Кумах цветение приурочено ко второй декаде марта (М. И. Петров [14, 15]). К концу цветения, 16—22.IV, генеративная веточка вытягивается. Немного вытягивается и почечка на ее вершине (рис. 2, б). Трогаются в рост почки собственно ассимиляционных веточек и побегов возобновления. До 25.V наблюдается вытягивание междоузлий между узлами с завязями (сами узлы с момента цветения в размере почти не изменяются) (рис. 2, с). Верхушки же генеративных веточек и начинавшие свое развитие в конце цветения побеги возобновляются — усиленно растут. Рост побегов возобновления в наших условиях бесконечен. Его останавливает только мороз, убивающий неодревесневшие части растения. То же самое наблюдается и в естественных условиях (Суслова [20], Архиповский [1]).

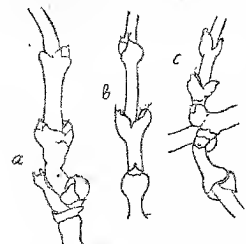


Рис. 3. Генеративные веточки разных форм саксаула 3.IX. в момент начала набухания завязей.

a) Раннецветущая форма. b) Позднецветущая форма. c) Позднецветущая форма с укороченным первым междоузлем генеративной веточки.

Верхушки генеративных веточек в начале августа, а у позднецветущих форм в начале сентября оканчивают свой рост, развивая от 12 до 32 членников. У разных форм саксаула за вегетационный сезон на ассимиляционных частях генеративных веточек развивается разное число членников (от 12 до 24, от 20 до 32 и т. д.) (рис. 3). М. И. Суслова [20] и В. М. Архиповский [1] наблюдали в естественных условиях остановку роста и опадение ассимиляционных веточек (М. И. Суслова называет их однолетними веточками) с середины июня или июля. По нашим наблюдениям опадение веточек у черного саксаула всегда предшествует остановке их роста. Когда генеративные веточки заканчивают свой рост, то их концы 2—3 членника вздуваются, становятся почти шарообразными (рис. 2, g и h). Интересно отметить, что остановка в росте веточек всегда предшествует началу набухания и развития завязи. После длительного перерыва, в течение которого завязь не изменяла своей внешней формы (рис. 2, с, a), наконец в середине августа или в начале сентября начинается едва заметное утолщение узла, затем лопаются листовые пленки, одевающие завязи. Завязи наливаются соком (рис. 2, e). В середине сентября на окопцетнике набухающих завязей начинают развиваться летучки (рис. 4). Этот процесс быстро охватывает все дерево. Через месяц после начала развития летучек их края слегка подсыхают, начинается созревание семян. Этот процесс у раннецветущих форм заканчивается в середине или кон-

течение которого завязь не изменяла своей внешней формы (рис. 2, с, a), наконец в середине августа или в начале сентября начинается едва заметное утолщение узла, затем лопаются листовые пленки, одевающие завязи. Завязи наливаются соком (рис. 2, e). В середине сентября на окопцетнике набухающих завязей начинают развиваться летучки (рис. 4). Этот процесс быстро охватывает все дерево. Через месяц после начала развития летучек их края слегка подсыхают, начинается созревание семян. Этот процесс у раннецветущих форм заканчивается в середине или кон-

не октября, у позднecветущих — в начале ноября. В наших условиях как раннecветущие, так и некоторые из позднecветущих форм саксаула при вступлении в осеннюю фазу развития генеративных органов дают новую вспышку цветения (рис. 2). Осенние генеративные веточки большей частью развиваются на побегах этого года, как на одревесневших, так и на ассимиляционных. Очень редко они развиваются на генеративных веточках, которые цвели весной этого года. Обычно саксаул цветет весной, но и осенью, особенно на раннecветущих формах в наших условиях бывает такое обильное цветение, что его можно принять за нормальное.

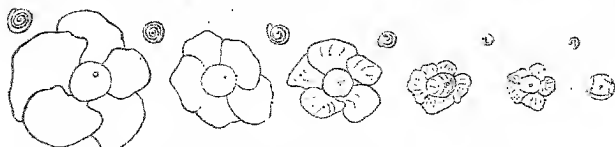


Рис. 4. Развитие семян с легучками и рост зародышей в лиз.

тем более, что завязи от весеннего цветения в это время едва начинают набухать. Наступающее осеннее похолодание, убывая не одревесневшие веточки, прекращает рост саксаула и развитие завязей осеннего цветения. В 1940 г. все формы черного саксаула, обмерзавшие при  $-6^{\circ}\text{C}$ .

Нужно отметить более сильную чувствительность к заморозкам у раннecветущих форм. Так, при морозе  $-1^{\circ}\text{C}$  у них погибли почти наполовину все концы ассимиляционных веточек как генеративных, так и собственно ассимиляционных. Но побеги возобновления все остались живы. Через 2—3 дня после бывшего мороза обмерзшая суккулентная кора выветривается, становится из черно-зеленой серовато-белой и из под нее появляются прекрасные зеленые почки.

Мы проследили весь годовой цикл развития саксаула. Начинается он развитием генеративных органов. Первая фаза кончается обильным цветением. Затем развитие как бы затухает. Начинается новая фаза в развитии — вегетативный рост, затухающий к моменту вступления саксаула в следующую фазу развития генеративных органов — плодоношение и осеннее цветение.

Сравнивая годовой цикл развития черного саксаула с таковым же у *Salsola Richteri* и *Salsola subaphylla*, мы видим, что ничего общего в их развитии не имеется. У саксаула пробуждение начинается с развития генеративных органов, у солянкой — вегетативных. У саксаула цветение — это яркая, кратковременная, захватывающая целиком весь организм фаза. У солянкой цветение идет параллельно вегетативному росту и развитию плодов. У саксаула наступивший вегетативный рост подавляет развитие генеративных органов, а новая фаза в их развитии подавляет вегетативный рост. Таким образом, наблюдаемый в пустыне (М. П. Петров [8]) перерыв в развитии генеративных органов у солянкой есть реакция организма на своеобразные экологические условия, ослабевающая при перенесении их в несколько иной климат. А у черного саксаула эта реакция закрепилась, стала наследственной и при перенесении его в иные эколого-географические условия она в основном не изменяется.

Наблюдаемая цикличность в смене генеративного и вегетативного развития саксаула поставила перед нами задачу более углубленного изучения развития его генеративных органов. Как оно протекает? В какой стадии своего развития женский гаметофит или молодой зародыш переживают (так нам казалось вначале) такую долгую задержку в своем развитии?

#### РАЗВИТИЕ МУЖСКОГО ГАМЕТОФИТА

Просмотр почек черного саксаула, собранных 18.XI, показал, что в почках размером не больше 0,5 мм уже произошло заложение бутонов. Совершенно ясно видно 5 продолговатых бугорков, из которых разовьются пыльники. Пестик цветка представлен одним бугорком с приподнятым в виде валика краем. В центре бугорка есть небольшое возвышение. Таким образом, заложение цветков и их органов у черного саксаула происходит с осени. В осенне-зимний период (с ноября по конец февраля — начало марта) протекает формирование частей цветка. Цветок черного саксаула имеет два прицветника, пятичленный околоцветник, 5 тычинок и одноконную завязь с 5 сидячими рыльцами, обильно покрытыми сосочками эпидермального происхождения. В лодысти завязи, на ее дне, сидят одна семяземка. За 6 суток до цветения пыльники и их нити настолько вырастают, что выдаются за пределы околоцветника и чешуйчатого листа, прикрывающего их. Цветение у саксаула означает не раскрытие цветка, так как он давно открыт, а раскрытие пыльников.

В начале марта у раннecветущих форм на генеративных веточках в пыльниках нижних бутонов происходит заложение археспориальной ткани. В середине марта в этой ткани

1 Классификация побегов у саксаула проработана в работе О. Н. Радзевич и И. К. Нисвяцкой [13].

происходит редукционное деление, которое протекает нормально, без каких-либо нарушений. Число бивалентных хромозом в метафазе редукционного деления черного саксаула — 9. Это число наиболее часто встречается у представителей семейства *Chenopodiaceae* (Tischler [24]). Соматическое число хромозом 2n для черного саксаула равно 18.

После первого редукционного деления (рис. 5 в 6) в материнской клетке пыльца черной саксаулы не образуется. Возникает ока лишь после второго редукционного деления, т. е. симультанно. Затем тетрада разбивается на части, которые округляются и усиленно растут. Взрослая пылинка трехядерная. В ней имеются крупное вегетативное ядро и два

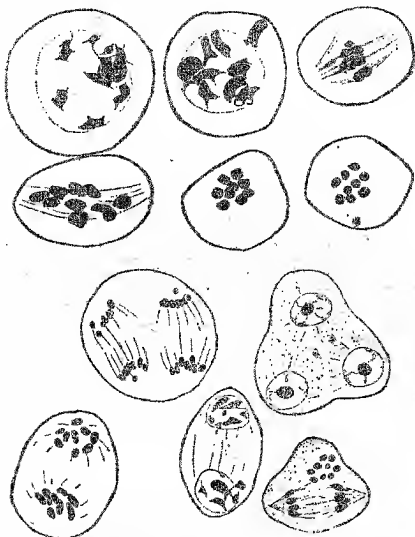


Рис. 5. Редукционное деление материнских клеток пыльцы (ув.  $\times 23$ ). В метафазе первого и второго делений по 9 хромозомальных отделностей.

маленьких узких спермиев. Пыльца черного саксаула очень ровная, лишь с очень небольшой прищипью пупой пыльца. Взрослая пылинка круглая, покрыта двумя оболочками — экзиной и интиной. Экзина гладкая, на ней нет никаких структурных украшений. Интересно, что интина у пыльцы саксаула гораздо толще, чем экзина.

Стенка пыльника четырехслойная. Во взрослом пыльнике она складывается из следующих элементов: 1) эпидермис, 2) фиброзный слой со структурными украшениями, 3) слой очень плоских табличатых клеток и 4) секреторный танетум. В танетуме лежат сложные ядра со множеством мелких ядрышек. За 6 суток до цветения при хорошей погоде пыльники показываются из-под листовых чешуй. Ко дню цветения инт пыльника настолько удлиняется, что весь пыльник выходит из-под листовой чешуи, и малейшего дуновения ветра достаточно, чтобы вызвать колебания пыльника. Пыльник ломается. Пыльца носится облаком над саксауловыми деревьями и во множестве попадает на рыльца, покрытые многочисленными сосочками и жидкостью, протекательной через стенки сосочков. В этот же день пыльца прорастает (рис. 7). Каждая пылинка дает одну пыльцевую трубку, которая очень богата зернистой плазмой. В пыльцевую трубку спускаются оба спермия и вегетативное ядро. Пыльцевая трубка скользит по сосочкам рыльца, обвивает их. Вначале наблюдаемые картины поражают большим количеством проросших пыльников и пыльцевых трубок, растущих на сосочках рыльца. Дальнейшее их поведение вызывает изумление, так как, достигая по сосочкам до эпидермиса, через который они должны проникнуть в межклетки рыльца, пыльцевые трубки обвиваются сами вокруг себя, образуя клубки, лежащие на поверхности эпидермиса (рис. 8).

Так как пылевые трубки в массу не проникают в ткань столбика, а образуют клубки на поверхности эпидермиса рыльца, в то время как зародышевые мешки развиваются через 45—50 дней после цветения цветка,— мы предприняли специальные поиски пылевых трубок в тканях рыльца, столбика и завязи. Наши поиски пылевых трубок в тканях и полостях завязи не увенчались успехом и мы не смогли этим путем решить вопрос о способе размножения саксаула. Тогда, в 1941 г., в целях решения вопроса, размножается ли саксаул половым путем или одной из вариаций апомиксиса, мы поставили экспериментальные ра-



Рис. 6. Взрослая пылинка. Видны 2 линзовидных спермия и вегетативное ядро (ув.  $1_{12} \times 10$ ).



Рис. 7. Рост пылевых трубок на сосочках рыльца (ув.  $1_{12} \times 10$ ).

боты: кастрировали 3060 цветков, 2090 из них изолировали неопыленными. 1060 опылили собственной пылью, 1910 опылили пылью с других кустов.

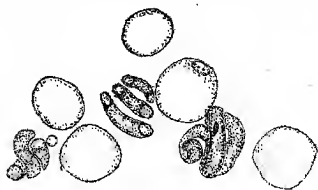


Рис. 8. Образование клубков пылевыми нитями по достижении ими эпидермиса между сосочками рыльца.



Рис. 9. Развитие семечки:

а) семечка за 5 дней до цветения, б) семечка в день цветения, в) семечка через 7 дней после цветения в момент редукционного деления в материнских клетках макроспор, д) семечка через 150—160 дней после цветения с развивающимся молодым зародышем.

Из неопыленных цветков не развилась ни одна завязь. Опыленные собственной пылью дали очень слабое завязывание, а перекрестно опыленные дали прекрасные семена.

Из этого мы делаем вывод, что никакого апомиксиса у саксаула нет. Саксаул является перекрестноопыляемым растением.

#### РАЗВИТИЕ ЖЕНСКОГО ГАМЕТОФИТА И ЗАРОДЫША

Семечка, заложенная, как мы уже писали выше, еще в предыдущий вегетационный сезон, развивается крайне медленно. В то время когда пыльца уже совершенно готова, пыльники вышли из своих покровов, но пыльца еще не высypалась,— семечка представлена в виде длинного, слегка изогнутого выроста, на котором началась закладка двух интегументов (рис. 9, а). Верхний интегумент закладывается перпендикулярно оси семечки, складка нижнего интегумента закладывается косо. В центре нуцеллуса можно заметить в это время группу несколько более крупных клеток.

Ко дню, когда пылят пыльники, когда рыльца раскрыты и на них прорастает пыльца, семечка делает поворот на  $180^\circ$ . Ее интегументы еще не сомкнулись, даже верхний еще не закрыл нуцеллуса (рис. 9, б). В нуцеллусе можно в это время увидеть, что в почтинайшей

там крупные клетки сильно увеличены. Через 7 дней после цветения внутренний интегумент почти закрывает нуцеллус, внешний — почти сравнялся с ним. Сильнее изогнулась ножка семпочки (рис. 9, е). С этого момента нуцеллус семпочки с интегументами начинает медленно опускаться круг вокруг своей ножки.

В 1933 г. Харченко-Савицкая<sup>[25]</sup> изучала цветение, ооглотворение и различные типы стерильности у *Beta vulgaris*. Приводимые ею рисунки взрослого зародышевого мешка и зародыша несколько напоминают те картины, которые мы наблюдали у черного саксаула.

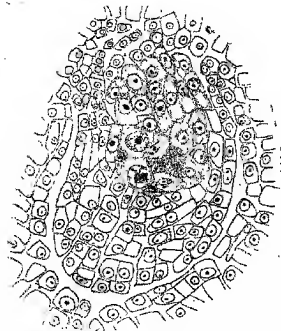


Рис. 10. Crassinuzellat'ная семпочка. Многоклеточный археспориальный комплекс. В нем редукционное деление.

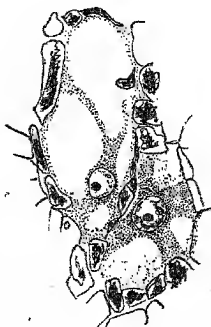


Рис. 11. Два одноядерных зародышевых мешка в одной семпочке.



Рис. 12. Двухядерный зародышевый мешок.

Нам удалось проследить развитие археспориальной ткани в семпочках черного саксаула. В субэпидермальном слое нуцеллуса протекает тангентальное деление. Новые клетки, лежащие непосредственно под эпидермисом, рядом тангентальных делений образуют мощные слои кроющих клеток. Клетки же второго ряда, возникшие из делений субэпидермального слоя, рядом повторных делений дают мощный археспориальный комплекс. Число клеток археспориального комплекса в разных семпочках весьма разнообразно. Наибольшее число, найденное мною, — 67. Счет этих клеток затруднен тем, что ближе к халазальной части семпочки они постепенно уменьшают свои размеры и их трудно бывает отличить от клеток нуцеллуса.

В то время когда интегументы почти совсем закрыли семпочку, в многоклеточной археспориальной ткани семпочки начинается редукционное деление (рис. 10). Этот процесс происходит через 6—7 дней после цветения цветка.

Редукционное деление в материнских клетках макроспор протекает не одновременно. На одном и том же срезе можно увидеть покоящиеся ядра, летонему, синезис, метафазу первого редукционного деления и т. д. Большая часть археспориальных клеток отмирает на разных этапах своего развития (рис. 10). До второго редукционного деления доходит небольшое количество клеток археспориального комплекса. Через 23 дня после цветения в семпочках можно наблюдать одноядерные зародышевые мешки (рис. 11). Чаще всего их бывает несколько — 2—3—4. Они окружены множеством отмирающих и отмерших клеток и полостей, образовавшихся в результате гибели генеративных клеток и их производных разного возраста. В некоторых семпочках процессы отмирания захватывают все материнские клетки макроспор. Тогда в семпочках образуются совершенно пустые полости.

Во время формирования зародышевого мешка (рис. 12) семпочка непрерывно растет в одной плоскости, обвивая кольцо свою ножку. Полость зародышевого мешка также растет. Вначале одноядерный зародышевый мешок имеет несколько вакуолей, а ядро находится в его центре, в центральном плазмменном тазе (рис. 11). После деления этого ядра на два, они расходятся к полюсам, а весь центр полости двухядерного мешка занят большой вакуолью. То же самое мы видим в четырехядерном зародышевом мешке (рис. 13). Интересно, что в восьмijадерном зародышевом мешке сестринские ядра связаны между собой плазматическими тиями, а в плазме между парами сестринских ядер возникают крупные вакуоли (рис. 14). Зародышевый мешок к этому времени сильно вырастает за счет

вытягивания семяпочки, занятия полостей отмерших на разных этапах развития археспоридных клеток и вытеснения ткани нуцеллуса.

Взрослый зародышевый мешок мы в массе наблюдали через 45—55 дней после цветения цветка. Он нормального восьмиядерного типа (рис. 13). Имеет в микропиларной части: 2 синергиды, одну яйцеклетку и 3 полярных ядра; в халазальной части — 3 ядра антипод, которые иногда бывают в виде клеток, а чаще — в виде свободных ядер. Антиподы в зародышевом мешке рано отмирают. Отмирание антиподальных ядер или клеток проходит до слияния полярных ядер. Зародышевой мешок сильно вытянут и крайне беден плазмой; богат плазмой только яйцевой аппарат. Полярные ядра лежат в узких тисках плазмы, которые часто даже не удается проследить до халазального конца. Около полярных ядер



Рис. 13. Четырехядерный зародышевый мешок. Рядом лежат отмирающие мешки.



Рис. 14. Восьмиядерный зародышевый мешок, сестринские ядра связаны плазматическими тяжами.

в плазме очень часто хорошо видны пластиды. Они округлой или овальной формы, довольно крупные, иногда в центре имеют по одному или 2 кристаллика крахмала. Я наблюдала пластиды в клетке вторичного ядра зародышевого мешка до слияния полярных ядер и после него. В пластидах отчетливо видны кристаллики крахмала. Яйцеклетка всегда крупнее синергид и имеет более крупное ядро. Вакуолизация синергид не всегда типична, иногда она бывает похожа на вакуолизацию у яйцеклетки. Но всегда вакуоли немного мельче, чем у яйцеклетки.

Несколько раз мне удалось встретить по два зародышевых мешка, лежащих рядом в одной семяпочке (рис. 16). Один из них имел нормальные размеры, другой часто был угнетен.

Через 50—60 дней после цветения в зародышевых мешках находим молодые зародыши от двух- до восьмиклеточные. Но даже через 80 дней после цветения мы иногда находим зародышевые мешки с яйцеклеткой, богатой плазмой, имеющей ядро, подготовившиеся к делению, с отмершими синергидами и двумя ядрами эндосперма. Зародыш всегда обра-

зуется из яйцеклетки. Образование предростка проходит обычным для *Chenopodium* путем. При первом делении яйцеклетка делится поперечной перегородкой на две клетки и т. д. (рис. 17). Образуется нить, состоящая из одного ряда клеток. Затем в третьей

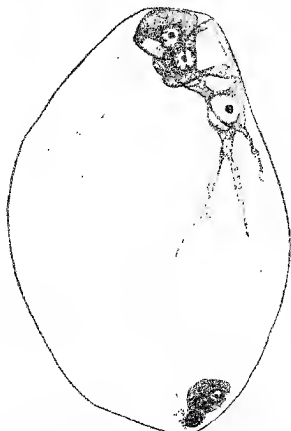


Рис. 15. Врослый зародышевый мешок. Антиподы отмирают. Синергиды мельче яйцеклетки, с небольшими вакуолями. Мешок очень беден плазмой.



Рис. 16. Два зародышевых мешка в одной полости. Один из них угнетен.

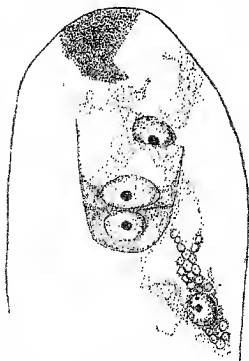


Рис. 17. Предросток из двух клеток. Видны два ядра эндосперма и пластиды.

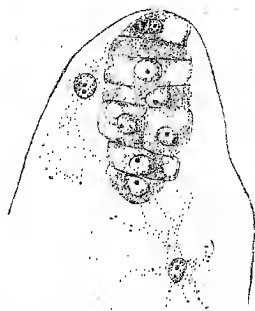


Рис. 18. Молодой зародыш. 6 клеток подвеска расположены в микропиллярной части и 2 клетки зародышка в его халазальной части. Ядра эндосперма округлые.

(рис. 19). пятой (рис. 18), восьмой или тринадцатой клетке возникает продольная перегородка. Такие перегородки возникают в средней части нити, не затрагивая нижних клеток предостка в микропильной части зародышевого мешка и конечных клеток нити, которые долго еще растут, делясь поперек.

На 80-й день после цветения мы преимущественно имеем зародыши, у которых большая часть нитевидная, но одна клетка уже разделялась поперек (рис. 18, 19).

Вся микропильная часть нити, состоящая из одного ряда клеток, включая один ряд двурядной нити, образует подвесок, который формируется очень рано (рис. 19). Подвесок сильно вакуолизируется (рис. 19), глубоко внедряется в ткань эндосперма. Он недолговечен

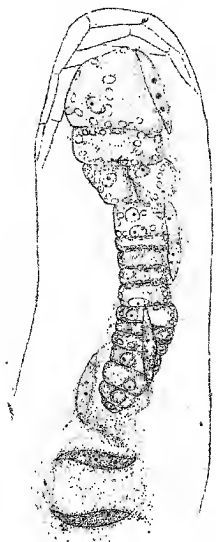


Рис. 19. Зародыш через 75—80 дней после цветения. Клетки подвеска сильно вакуолизированы. Зародыш нитевидный. Наполнен пластидами. Ядра эндосперма линзовидные.

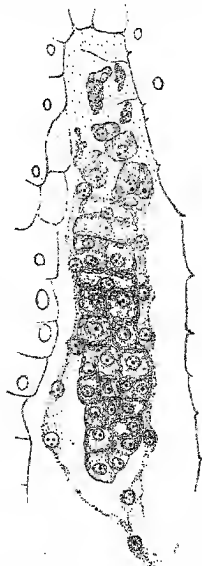


Рис. 20. Зародыш через 112—118 дней после цветения. Подвесок начал отмирать. Наметься различие между корешком и семязольной частью зародыша.

и часто отмирает до начала интенсивного роста зародыша (рис. 20, 21). Через 75—80 дней после цветения весь зародыш, за исключением подвеска, представлен однорядной нитью. Через 112—118 дней после цветения можно наблюдать картину отмирания подвеска (рис. 20). Вся нить зародыша, за исключением 1—2 клеток на обоих концах нити, стала двух- или многорядной. При этом наблюдается двурядность в микропильной части нити и многорядность в халазальной. Самый конец последней части еще двурядный или однорядный; таким образом, уже здесь заметно расчленение на подвесок и семязольную часть зародыша. Общая же длина зародыша, по сравнению с зародышем через 80 дней после цветения, совершенно не увеличилась. То же самое можно сказать о зародыше через 134—139 дней после цветения (рис. 21). Длина зародыша не увеличилась. Вся нить зародыша, из которой образуются корешок и подсемязольное колено, в поперечном сечении стала двойной и четверной. Семязольная часть, благодаря тангентальным делениям, стала округлой. Подвесок почти отмер. Эндосперм отмирает. Через 150—155 дней (т. е. через 15 дней после предыдущего этапа) у зародыша уже намечались семятоли. Сам он сильно утолщился —

почти до нормальной своей толщины. У некоторых зародышей этого возраста на кончике корешка видны остатки подвеска (рис. 22, а). Дальнейшее развитие зародыша протекает, по сравнению с предыдущими этапами его развития, молниеносно. Через 5 дней после последней фазы, т. е. через 155—160 дней после цветения, зародыш уже сильно вырос и начинает образовывать спираль. Семядоли в спирали обращены внутрь, а корешок наружу (рис. 22, б, в). Еще через несколько дней можно наблюдать совершенно взрослый зародыш. (На рис. 4 показано соотношение между внешней морфологией семени и развитым зародышем.) Таким образом, развитие зародыша заканчивается через 164—169 дней после цветения. Мы наблюдали иногда развитие двух зародышей в одной семечке. Несомненно, что их развитие произошло из двух яйцеклеток соседних мешков.

Просматривая картины развития зародыша, мы устанавливаем, что эндосперм нуклеарный и очень слабо развивается. В некоторых случаях он имеет округлые ядра (рис. 18, 20), в других — линзовидные (рис. 19). Линзовидные и округленные ядра в смеси не встречаются. Зародыш окружает или только округлые или только линзовидные ядра эндосперма. Форма этих ядер определяется сразу же после первого деления первичного ядра эндосперма. Линзовидные ядра имеют по 3—6 ядрышек, округлые — по 2 ядрышка. Эндосперм при 17-клеточном зародыше через 30 дней после цветения имеет всего 6 ядер и тоненьким слоем плазмы облекает растущий зародыш. Харченко-Савицкая [26] указывает, что эндосперм у *Beta vulgaris* в начале развития зародыша нуклеарный, затем становится целлюлярным в микропиларном конце и в центре мешка. Позднее при

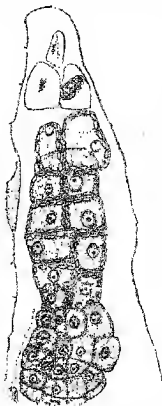


Рис. 21. Зародыш через 134—139 дней после цветения. Семядольная часть стала округлой.

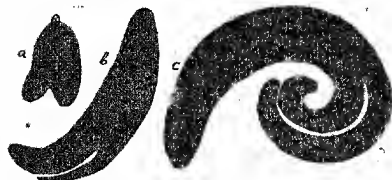


Рис. 22. Дальнейшее развитие зародыша: а) зародыш через 150—155 дней после цветения, видны остатки подвеска, б) зародыш через 155—160 дней после цветения, в) зародыш через 170 дней после цветения.

зародыше, имеющем зачаточные семядоли, он дегенерирует, оставляя лишь по несколько ядер в халазальной части мешка.

У черного саксаула эндосперм всегда нуклеарный. Он отмирает до начала интенсивного роста зародыша, начинающегося у раннецветущих форм в конце августа, а у позднестеблующих форм в конце сентября.

### ЗАКЛЮЧЕНИЕ

1. Изучение биологии черного саксаула (*Haloxylon ammodendron*) показало, что в годовом цикле его развития имеется несомненная смена фаз.

а) в конце марта — начале апреля бурно развиваются генеративные побеги. Протекает цветение. Развитие вегетативных органов в это время только весьма слабо начинается.

б) по окончании цветения, с середины апреля до конца или середины августа, идет, изоборот, энергичный рост побегов возобновления, ассимиляционных веточек, ассимиляционных частей генеративных веточек. Улы с генеративными органами не растут. Развитие генеративных органов подавлено.

в) с середины августа или начала сентября начинается новая вспышка в развитии генеративных органов. Этому всегда предшествует остановка в росте ассимиляционных веточек и ассимиляционных частей генеративных веточек.

2. 2n хромосом у черного саксаула равно 18.

3. Развитие мужского гаметофита протекает нормально. Никаких резких нарушений в редукционном делении нет. Заложение перегородки в тетраде происходит симультанно. Пыльца трехклеточная. Вполне фертильная.

4. В момент цветения в семечках нет еще зародышевых мешков, женская археспоральная ткань представлена слабо выделяющейся по размерам группой клеток. На семечке в это время происходит заложение интегументов.

5. Через 6—7 дней после цветения в многоклеточной археспоральной ткани наступает редукционное деление, которое протекает не одновременно во всех клетках археспории.

6. Наблюдается прорастание нескольких макроспор, из которых большей частью только одна развивается до конца, остальные гибнут.
7. В семязпочках черного саксаула взрослые зародышевые мешки развиваются только через 45—55 дней после цветения в завязях, которые внешне морфологически совершенно не изменились. Встречаются два зародышевых мешка в одной семязпочке.
8. Начало развития зародышевой наблюдается через 50—60 дней после цветения. Зародыш всегда развивается из яйцеклетки.
9. Первые этапы развития зародыша протекают очень медленно и притою таким образом, что растущий зародыш занимает только полость зародышевого мешка.
10. Зародыш обычного для *Склеродоридеи* типа. Наблюдается полиэмбриония.
11. Энергичное развитие зародыша начинается с середины августа или начала сентября после остановки в росте ассимиляционных веточек.
12. Эндосперм нуклеарный, развит очень слабо. Отмирает до начала интенсивного роста зародыша.
13. На основании поставленных экспериментальных работ мы делаем вывод, что черный саксаул является перекрестноопыляемым растением.
14. Сравнительное изучение биологии *Haloxylon ammodendron* и древовидных солянок песчаной пустыни показало, что их биология совершенно различна:
  - а) саксаул начинает весеннее развитие с генеративной фазы, солянки — с вегетативной.
  - б) развитие вегетативных органов у саксаула подавляет таковое генеративных, у солянок они развиваются параллельно.
  - в) вступление саксаула в фазу плодоношения знаменует остановкой в росте вегетативных органов, солянки же продолжают плодоносить, цвести и расти.
15. Приспособление к крайним условиям существования вызвало у солянок полиэмбрионию, у саксаула же глубоко последствием изменения самую сущность растения.
16. Выделены позднцветущие и раннцветущие формы саксаула, причем раннцветущие являются и более быстро растущими.

#### Литература

- [1] Арциховский В. М., Рост саксаула и анатомическое строение его ствола. Труды по прикладной ботанике, I, XIX, вып. 1, 1928.—[2] Арциховский В. М., Физиология репетекских псаммофитов. Труды по прикладной ботанике, сер. I, № 1, стр. 11—40, 1933.—[3] Арциховский В. М., Дополнительные сведения в анатомии саксаула. Труды по прикладной ботанике, сер. I, № 1, стр. 41—48, 1933.—[4] Базилевская Н. А. и Суслова М. И., Изучение морфологии и биологии псаммофитов в связи с выбором наиболее пригодных видов для закрепления песков. Труды по прикладной ботанике, сер. I, № 1, стр. 89—112, 1933.—[5] Василевская В. К., Развитие древесины кустарников и деревьев песчаной пустыни Кара-Кумы. Труды по прикладной ботанике, сер. I, № 1, стр. 231—259, 1933.—[6] Дробов В. П., Загадки саксаула. Журнал Русского ботанического общества, 1921.—[7] Кудряшов С. Н., К вопросу фено-экологии некоторых видов флоры Средней Азии. Труды Среднеазиатского государственного университета, сер. VII, вып. II, стр. 47, 1930.—[8] Одышевский В. В., Распределение и развитие саксаула. Проблемы растениеводческого освоения пустынь, вып. 4, стр. 259—272, 1935.—[9] Петров М. П., Корневые системы растений песчаной пустыни Кара-Кумы, их распределение и взаимоотношения в связи с экологическими условиями. Труды по прикладной ботанике, сер. I, № 1, стр. 113—208, 1933.—[10] Петров М. П., Перспективы с.-х. освоения песчаной пустыни Кара-Кумы. Проблемы растениеводческого освоения пустынь, вып. 1, стр. 23—34, Ленинград, 1933.—[11] Петров М. П., Экологический очерк растительности Репетекского песчано-пустынного заповедника в Кара-Кумах. Проблемы растениеводческого освоения пустынь, вып. 4, стр. 9—65, Ленинград, 1935.—[12] Петров М. П., Развитие корневых систем кустарников песчаной пустыни Кара-Кумов. Проблемы растениеводческого освоения пустынь, вып. 4, стр. 67—98, 1935.—[13] Поддубная-Арнольди В. А., Эмбриологический метод в систематике покрытосемянных растений. Известия Ассоциации научно-исследов. институтов при Физ.-мат. факультете МГУ, т. III, № 1-A, стр. 62—102, 1930.—[14] Поддубная-Арнольди В. А., Современное состояние вопроса о бесполом размножении у покрытосемянных растений, Ботанический журнал СССР, XXV, № 1, стр. 75—91, 1940.—[15] Леонтьев В. Л., О восстановлении саксаульников юго-восточных Кара-Кумов. Проблемы Туркмении. Ак. Наук СССР, стр. 210—220, 1935.—[16] Радкевич О. Н. и Василевская В. К., Анатомическое строение побегов первого года у древесных форм песчаной пустыни Кара-Кумы. Труды по прикладной ботанике, сер. I, стр. 49—88, 1933.—[17] Райкова И. А., Опыт культуры растений песков в условиях Ташкента. Бюллетень Среднеазиатского государственного университета, № 13, стр. 153—158, 1925.—[18] Райкова И. А., Материалы по культуре растений песков в условиях Ташкента. Бюллетень Среднеазиатского государственного университета, № 16, стр. 235—297.—[19] Соколовская А. П., К вопросу о влиянии солнечной радиации на температуру некоторых растений песчаной пустыни Кара-Кум. Труды по прикладной ботанике, сер. I, № 1, стр. 209—230, 1933.—[20] Суслова М. И., Рост побегов и опадение ассимилирующих органов у деревьев и кустарников песчаной пустыни Кара-Кум. Проблемы растениеводческого освоения пустынь, вып. 4, стр. 197—208, 1935.—[21] Суслова М. И., Прорастание семян деревьев и кустарников пустыни Кара-Кум. Проблемы растениеводческого освоения пустынь, вып. 4, стр. 209—224, 1935.—[22] Суслова М. И., Распространение семян и плодов пустыни Кара-Кум. Проблемы растениеводческого освоения пустынь, вып. 4, стр. 247—258, 1935.—[23] Ткаченко

Общее лесоводство. Гостехиздат, 1939.—[24] Флора СССР. *Chenopodiaceae*, т. VI, 1936.—[25] Харченко-Савицкая Е. П., Цветение, оплодотворение и различные типы стерильности у *Beta vulgaris*. Труды съезда по генетике, селекции и т. д., II, стр. 539—549, 1939. — [26] Tischler G. Allgemeine Pflanzenkariologie, Berlin, 1921.

Z. P. BOCHANZEVA

## Contributions to the Biology of Florescence and Embriology of *Haloxylon ammodendron* Bge

### Summary

1. The study of biology of *Haloxylon ammodendron* showed that within its annual cycle there undoubtedly occurs a succession of phases.

a) Towards the end of March — beginning of April the generative shoots develop energetically and florescence goes on. Whereas the development of the vegetative organs is only beginning.

b) After the completion of florescence, from the middle of April up to the end or middle of August, there proceeds, on the contrary, energetic growth of the reproductive shoots, assimilative shoots and assimilating parts of the generative shoots. The nodes with generative organs do not grow. The development of the generative organs is depressed.

c) From the middle of August or the beginning of September there occurs a new outburst of development of the generative organs. This is always preceded by inhibition of growth of the assimilative shoots and of the assimilative parts of the generative shoots.

2.  $2n$  chromosomes in *Haloxylon ammodendron* = 18.

3. The development of the male gametophyte proceeds normally. No marked disturbances in the reduction division are to be noted. The septum appears in the tetrads simultaneously. The pollen contains three nuclei and is quite fertile.

4. By the moment of florescence there are as yet no embryo sacs within the ovules and the female archesporial tissue is represented by a group of cells of smaller size. At the same time the integuments are formed in the ovules.

5. 6—7 days after florescence there ensues in the archesporial tissue reduction division which proceeds asynchronously in the archesporium cells.

6. There germinate several macrospores of which in most cases only one develops to the end, while all the others perish.

7. In the ovules of *Haloxylon ammodendron* adult embryo sacs develop only 45—55 days after florescence in the ovary which morphologically do not change at all. There occur 2 embryo sacs in one ovule.

8. Development of the embryos begins 50—60 days after florescence. The embryo always develops from the egg cell.

9. The first stages of development proceed at a very low rate so that the growing embryo occupies only the cavity of the embryo sac.

10. The embryo is of the type common in *Chenopodiaceae*. There occurs polyembryony.

11. Energetic development of the embryo begins in the middle of August or first days of September after stoppage of growth of the assimilative shoots.

12. The endosperm nucleus is slightly developed; it dies off prior to the beginning of intense embryonic growth.

13. It is concluded from experimental evidence that *Haloxylon ammodendron* is a cross-pollinizer.

14. The comparative study of biology of *Haloxylon ammodendron* and of arbor-like *Salsola* of sandy deserts showed that their biology is quite different.

a) *Haloxylon ammodendron* begins spring development with the generative form while *Salsola* — with the vegetative form.

b) In *Haloxylon ammodendron* the development of the vegetative organs suppresses that of the generative ones; in *Salsola* they develop concurrently.

c) The initiation of the bearing phase of *Haloxylon ammodendron* is accompanied by growth stoppage of the vegetative organs whereas *Salsola* continues bearing, blossoming, and growing.

15. Adaptation to extreme conditions of existence called forth in *Salsola* polyploidy, and in *Haloxylon ammodendron* it altered profoundly the hereditary essence of the plant.

16. Late and early blossoming forms of *Haloxylon ammodendron* have been isolated the latter showing a more rapid growth.